Strasbourg 1969

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

BOTANIQUE
ET BIOLOGIE VÉGÉTALE

EXTRAIT

LES COMPLEXES INFLORESCENTIELS DE QUELQUES ACANTHACÉES

ÉTUDE PARTICULIÈRE DES PHÉNOMÈNES DE CONDENSATION, DE RACÉMISATION, D'HOMOGÉNÉISATION ET DE TRONCATURE

Par Yves SELL

12e Série — Tome X — Fascicule 2 — 1969

MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe)

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris.
12e Série, Tome X, pp. 225-300.

LES COMPLEXES INFLORESCENTIELS DE QUELQUES ACANTHACÉES

ÉTUDE PARTICULIÈRE DES PHÉNOMÈNES DE CONDENSATION, DE RACÉMISATION, D'HOMOGÉNÉISATION ET DE TRONCATURE

Par Yves SELL

SOMMAIRE

Chapitre I. — Quelques exemples de floraison dispersée et de floraison condensée 229

A. — L'exemple du genre *Pseuderanthemum* 229
B. — L'exemple du genre *Ruellia* 232
C. — Les inflorescences en glomérule et en capitule 235
1. L'exemple des *Barleria* 235
2. L'exemple des *Lepidagathis* 237

Résumé 240

Chapitre II. — Typologie des inflorescences 241

A. — Définitions 241
B. — Nature de l'inflorescence principale 243
C. — Le sens de floraison le long de l'axe principal d'une plante 244
D. — Floraison de renfort du type surnuméraire 246

Résumé 252

Chapitre III. — Les inflorescences dérivées 253

A. — Les inflorescences simples conditionnées par l'anisocladie et l'anisophyllie 253

Ce mémoire constitue une partie de la Thèse présentée le 12 février 1969 à la Faculté des Sciences de Strasbourg en vue de l'obtention du grade de Docteur ès Sciences Naturelles.

B. — Les inflorescences tronquées 257
1. L'exemple du genre *Justicia* :
Les fleurs ou cymes isolées 257
Le racème ou monobotryoïde terminal 258
L'homogénéisation des extrémités florifères : le dibotryoïde défini 258
La troncature du dibotryoïde défini : le dibotryoïde indéfini 258
2. Quelques autres exemples d'espèces à dibotryoïde indéfini : *Jacobinia, Beloperone, Hypoestes, Thunbergia* 260
3. Un autre type d'inflorescence tronquée : le tribotryoïde indéfini .. 265
C. — Les inflorescences complexes 265
1. Les inflorescences anisosectoriales 265
L'exemple du genre *Hypoestes* 265
Cas de *Ruellia rosea* et de *Crossandra nilotica* 267
L'exemple des espèces de la section *Leptostachya* (genre *Justicia*). 267
2. Les inflorescences à dibotryoïdes définis uninodaux : un deuxième type de tribotryoïde :
Les productions latérales de l'axe principal de *Leptostachya martiana* 269
Du dibotryoïde défini au tribotryoïde indéfini 270
Le tribotryoïde indéfini à dibotryoïdes définis uninodaux 271
D. — Le sens de floraison au sein des inflorescences dérivées 273
Résumé 275

Considérations générales et conclusions 281
I. — *A propos des inflorescences en général* 281
A. — La floraison principale, une réalité physiologique 281
B. — La racémisation à l'origine de la troncature 282
C. — Les effets de la troncature; ambiguïté de cette notion 284
D. — Problèmes typologiques soulevés par la troncature et les phénomènes d'homogénéisation et de racémisation qui la précèdent 284
E. — La filiation des inflorescences 285
II. — *A propos des Acanthacées en particulier* 286
A. — Valeur taxinomique et phylogénique de la troncature et de la floraison condensée 286
1. Les inflorescences tronquées 286
2. Les inflorescences condensées 288
B. — L'évolution des types biologiques vue par les inflorescences 289
1. Le problème de l'arborescence 289
2. Les formes herbacées dérivées 290
3. Le problème de la floraison dispersée 291

Liste des espèces citées 294

Bibliographie 298

LÉGENDES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

co = cotylédon.
cy = cyme.
ep = épi.
fl = fleur.
Ip = inflorescence principale.
ir = inflorescence de renfort de premier ordre.
ir′ = inflorescence de renfort de deuxième ordre.
pr = pousse de renfort de premier ordre.
pr′ = pousse de renfort de deuxième ordre.
sn = surnuméraire.
th = thyrse.

Les publications concernant les inflorescences sont fort abondantes et se sont encore enrichies ces dernières années; elles concernent des problèmes variés, parmi lesquels ceux de *terminologie*, de *typologie*, de *morphologie* et de *phylogénie* reviennent le plus souvent.

Pour la *terminologie* et la *typologie*, on retiendra surtout les travaux de Rickett (1944, 1955) et de Troll (1950, 1957, 1964) et ses collaborateurs (Hamann, 1958; Heidenhain, 1952; Weber, 1955; Weberling, 1963 et 1965). Les groupements floraux ont été traités dans un esprit plus *morphologique* par Bolle (1940), Braun (1874), Schlitter (1945), Stauffer (1963), Schuepp (1942), etc., alors que Maresquelle (1961, 1964, 1965), Parkin (1914), Pilger (1922), Takhtajan (1959), Zimmermann (1935, 1965), etc. s'attachent surtout à la *filiation* des inflorescences. On peut encore citer les travaux de Lance-Nougarède (1960, 1964), Phélouzat (1964), Diomaiuto (1966), Vescovi (1968), etc., qui envisagent avant tout l'initiation et le développement des inflorescences en s'appuyant sur l'analyse histologique.

Parmi toutes ces publications, il faut d'autre part distinguer celles qui sont essentiellement déductives et théoriques (Celakowsky, 1893; Naegeli, 1884; Takhtajan, Zimmermann, etc.) de celles qui ont un caractère nettement plus empirique (Parkin, Pilger, Schlitter, Troll, etc.). Ces dernières traitent en général de groupes restreints et affines; elles y décèlent des tendances générales et des filiations indiscutables, qu'il est cependant dangereux de généraliser à partir d'exemples aussi partiels.

Les recherches dont nous exposons ici les principaux résultats ont un caractère surtout morphologique et s'appuient sur des notions typologiques dans l'esprit des idées de TROLL. L'accent sera mis particulièrement sur l'examen du sens de l'épanouissement floral au sein des différentes inflorescences d'un même individu; certains caractères des complexes inflorescentiels rencontrés parmi les Acanthacées reposent en effet sur le gradient de floraison. Aussi certaines questions physiologiques concernant ce gradient ne pourront être évitées.

CHAPITRE I

QUELQUES EXEMPLES DE FLORAISON DISPERSÉE ET DE FLORAISON CONDENSÉE

L'inflorescence la plus courante chez les *Acanthacées* est la grappe ou l'épi de fleurs solitaires ou de cymes. Aussi est-il intéressant de s'attacher à quelques exemples de répartition florale différente de ce type que l'on peut considérer comme fondamental dans cette famille. On rencontrera, d'une part, la *floraison dispersée (Ruellia, Pseuderanthemum)* et, de l'autre, la *floraison condensée*. Cette dernière se présente soit sous la forme de glomérules ou de capitules simples *(Barleria, Blepharis, Crabbea, Lepidagathis)*, soit sous la forme de groupements plus ou moins complexes de grappes ou d'épis *(Pseuderanthemum)*.

A. — L'EXEMPLE DU GENRE *PSEUDERANTHEMUM*

L'inflorescence la plus répandue au sein de ce genre pantropical est le *thyrse*, tel qu'on l'observe par exemple chez *Ps. reticulatum* (fig. 1 *d* et 46). La grappe de cymes de cette espèce est nettement indi-

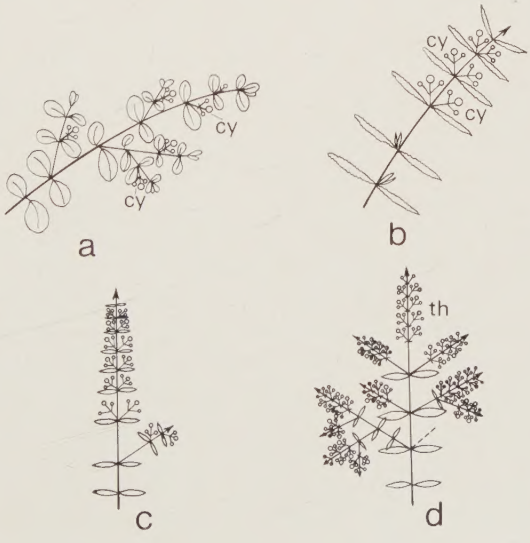


FIG. 1.
Répartition florale dans le genre *Pseuderanthemum*.

a) Ps. tuberculatum; b) Ps. sinuatum; c) Ps. variabile; d) Ps. reticulatum.

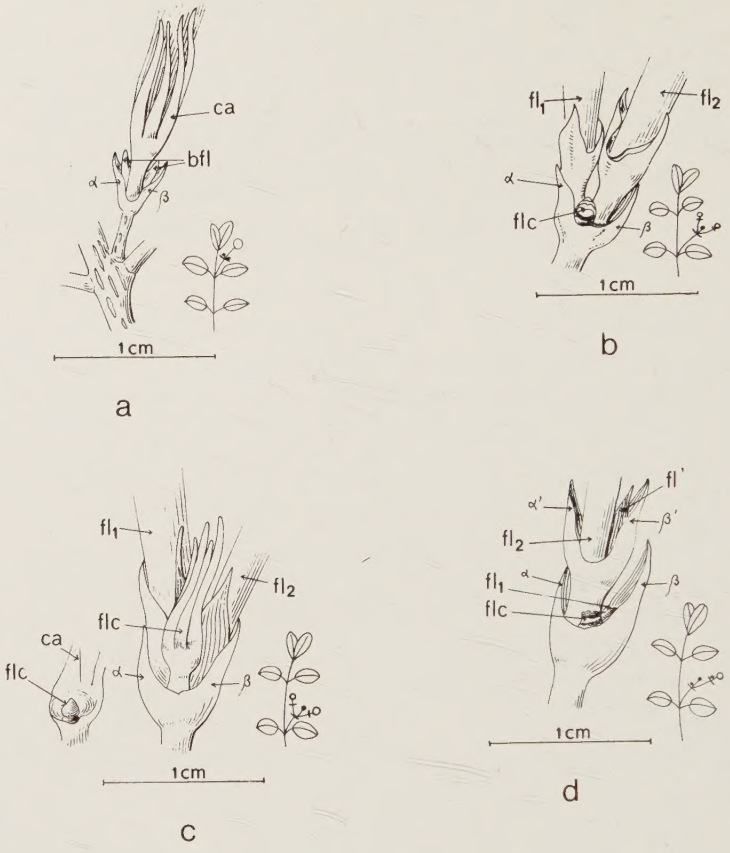


Fig. 2. — Diverses cymes de *Pseuderanthemum tuberculatum*.
flc : fleur centrale; fl_1 et fl_2 : fleurs latérales de cette fleur centrale; α et β : bractées de la cyme; bfl : bouton floral; ca : calice — à droite de chaque cyme, sa représentation schématique.

vidualisée à l'extrémité des différents rameaux, les feuilles devenant brusquement bractéiformes lors de l'entrée dans la zone florale. Parmi les nombreuses espèces possédant ce type d'inflorescence, on peut encore citer : *Ps. tunicatum, Ps. parishii, Ps. leptanthus*... L'inflorescence de *Ps. seticalyx* est une grappe de fleurs solitaires; elle n'en diffère donc pas fondamentalement, puisque la cyme correspond à une fleur, dont les préfeuilles sont fertiles.

A côté de ce type, on note deux autres aspects de répartition florale; ces aspects sont très différents l'un de l'autre, l'un se traduisant par des fleurs ou cymes éparses, l'autre par des thyrses groupés à l'extrémité des rameaux. La *floraison dispersée* s'observe par exemple chez *Ps. tuberculatum* (fig. 1 *a* et 2). Les cymes n'ont pas de distribution bien définie sur les rameaux à croissance indéfinie et pour la plupart plagiotropes et anisophylles de ce buisson. Les cymes axillées par des

Fig. 3. — *Pseuderanthemum sinuatum.*
L'extrémité florifère d'un rameau ; r : rameau latéral.

feuilles normales sont par contre groupées à l'extrémité des rameaux de *Ps. sinuatum* (fig. 1 *b* et 3) ; cette distribution et la floraison centripète évoquent une inflorescence racémeuse, sans qu'on puisse pour autant parler de vraie grappe. De tels « monopodes florifères » se rencontrent encore chez *Ps. incisum, Ps. laxiflorum* et *Ps. boolivianum*. A l'extrémité des rameaux de *Ps. variabile* (fig. 1 *c*), *Ps. bicolor, Ps. axillare,* les feuilles deviennent de plus en plus petites lorsqu'elles axillent des cymes; le thyrse terminal apparaît, mais n'est pas autant individualisé que celui de *Ps. reticulatum* décrit plus haut. On observe donc toutes les répartitions florales intermédiaires entre les cymes éparses *(Ps. tuberculatum)* et le thyrse terminal nettement défini *(Ps. reticulatum)*.

De nombreux *Pseuderanthemum,* d'autre part, présentent de vastes complexes inflorescentiels regroupés à l'extrémité des différents rameaux. L'important panicule de thyrses de *Ps. atropurpureum* (fig. 4 *a*) diffère surtout du type *Ps. reticulatum* par l'aspect plus floral des extrémités, aspect dû surtout à la réduction graduelle des dimensions des feuilles devenant bractéiformes. Chez *Ps. palatiferum* (fig. 4 *b*), le thyrse terminal coiffe une série de thyrses latéraux axillés par des feuilles très réduites; cet ensemble affecte un caractère purement floral. Cette structure s'observe chez de nombreuses autres espèces : *Ps. chilianthium, Ps. ctenospermum, Ps. chocoense, Ps. cinnabarinum, Ps. cuatrecasasii, Ps. subviscosum...*

Entre le panicule de thyrses de *Ps. atropurpureum* et la grappe de thyrses coiffée par un thyrse de *Ps. palatiferum* existent toutes les structures intermédiaires, soit qu'on les retrouve sur une même espèce *(Ps. atropurpureum, Ps. indicum)* ou sur des espèces diverses *(Ps. haughtii, Ps. cladodes, Ps. acuminatissimum, Ps. crenulatum...)*. Les variations touchent surtout les pousses latérales supérieures qui sont très ramifiées dans le premier cas, alors qu'elles se réduisent à leur thyrse terminal dans le second.

Fig. 4. — Répartition des thyrses chez *Pseuderanthemum atropurpureum (a)* et chez *Ps. palatiferum (b)*.
En *a'*, représentation schématique du thyrse.

Dans le genre *Pseuderanthemum*, la *floraison condensée* est donc le résultat d'un regroupement des thyrses à l'extrémité des différents rameaux et d'une « purification » par perte des caractères végétatifs des pousses latérales supérieures.

B. — L'EXEMPLE DU GENRE *RUELLIA*

Le genre *Ruellia* est pris ici dans son sens le plus large, c'est-à-dire dans l'acception devenue classique depuis T. Anderson et Bentham et Hooker. Nous aurons à revenir sur les tentatives de remaniements taxinomiques dont ce genre a fait l'objet.

La répartition florale prend deux aspects extrêmes : fleurs ou cymes solitaires, axillées par des feuilles ordinaires, éparses et sans distribution bien définie d'une part; grappes ou thyrses bien définis constituant sur les différents rameaux une région terminale à caractère purement floral, surmontant une région à caractère végétatif, d'autre part. Le premier aspect correspond à celui de *R. hybrida* (fig. 5 *a*), *R. elliptica, R. uniflora*... Le second est donné par *R. lorentziana* (fig. 5 *c*), *R. tetragona, R. ochroleuca, R. japurensis, R. thyrsacanthoïdes*... De très nombreuses espèces ne diffèrent de ce dernier type que par l'absence de dimorphisme foliaire entre les régions végétative et florale; les cymes groupées à l'extrémité des rameaux de *R. græcizans* (fig. 5 *b*)

sont en effet axillées par des feuilles normales. Des exemples identiques sont fournis par *R. strepens*, *R. tweediana*, *R. tuberosa*, *R. albicaulis*; chez *R. devosiana* et *R. geminiflora*, les fleurs ne sont pas enrichies en cymes, tandis que chez *R. diversifolia var. hirsutula* les feuilles des extrémités des rameaux peuvent axiller soit des fleurs solitaires, soit des cymes.

A partir de ces aspects qu'offrent les exemples de *R. hydrida* (fleurs éparses à l'aisselle de feuilles normales), *R. græcizans* (disposition

Fig. 5. — Répartition florale dans le genre *Ruellia*.
a) R. hybrida; b) R. graecizans; c) R. lorentziana.

racémeuse des cymes axillées par des feuilles normales) et *R. lorentziana* (grappe de cymes bien individualisée, à feuilles bractéiformes), on note les variations suivantes :

— Fleurs ou cymes solitaires groupées à l'extrémité des rameaux : *R. diffusa*, *R. ciliosa*, *R. solitaria*, *R. macrantha*, *R. sessilifolia*... Cet aspect se situe entre le type *R. hybrida* et le type *R. græcizans*; c'est celui du « monopode florifère ».

— Dimorphisme foliaire graduel vers les extrémités des rameaux : *R. multiflora*; ceci constitue un aspect intermédiaire entre le type *R. græcizans* et *R. lorentziana*.

— Spécialisation des secteurs (voir Sell, 1968 *b*, fig. 29) : *R. rosea*, *R. tweediana*; variation du type *R. græcizans*.

— Forme en rosette : *R. blumei* (fig. 6), *R. nudispica* que l'on peut ramener au type *R. lorentziana*.

Ces quelques exemples de *Ruellia* illustrent donc la multiplicité des agencements floraux au sein d'un genre qui, pris au sens large, réunit

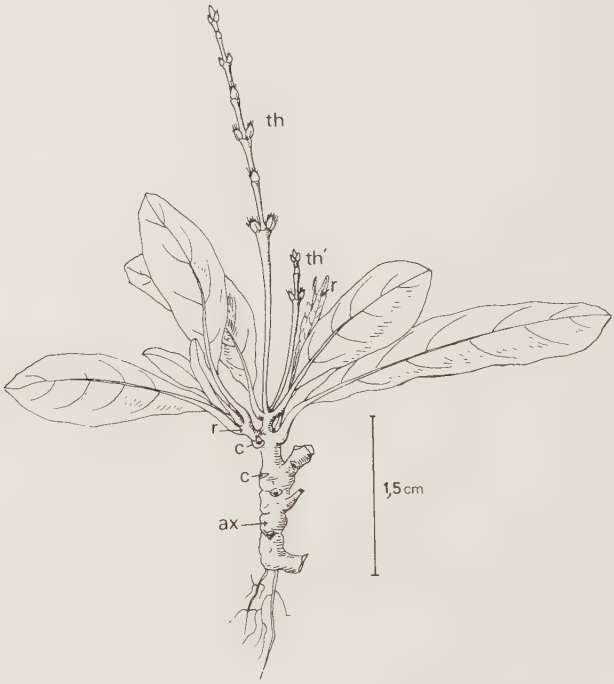


Fig. 6. — *Ruellia blumei* : espèce en rosette.
r : rameau latéral : th' : thyrse latéral;
ax : axe principal; c : cicatrice foliaire.

des groupes assez dissemblables. Entre les deux aspects extrêmes que sont la floraison dispersée (*R. hybrida*) et l'inflorescence bien définie (*R. lorentziana*), on note tous les aspects intermédiaires d'une part, et certaines variations spéciales de l'autre (forme en rosette, secteur spécialisé). Nous aurons à discuter plus loin la valeur taxinomique de ces caractères.

C. — LES INFLORESCENCES EN GLOMÉRULE ET EN CAPITULE

1° *L'exemple des* Barleria.

L'analyse de quelques espèces de ce genre révèle quatre types de répartition des fleurs :

— le *monopode florifère* tel qu'on l'observe chez *B. cristata* : les fleurs sont axillées par presque toutes les feuilles des différents rameaux; après leur épanouissement qui se fait au fur et à mesure de leur mise en place, des rameaux végétatifs surnumé-

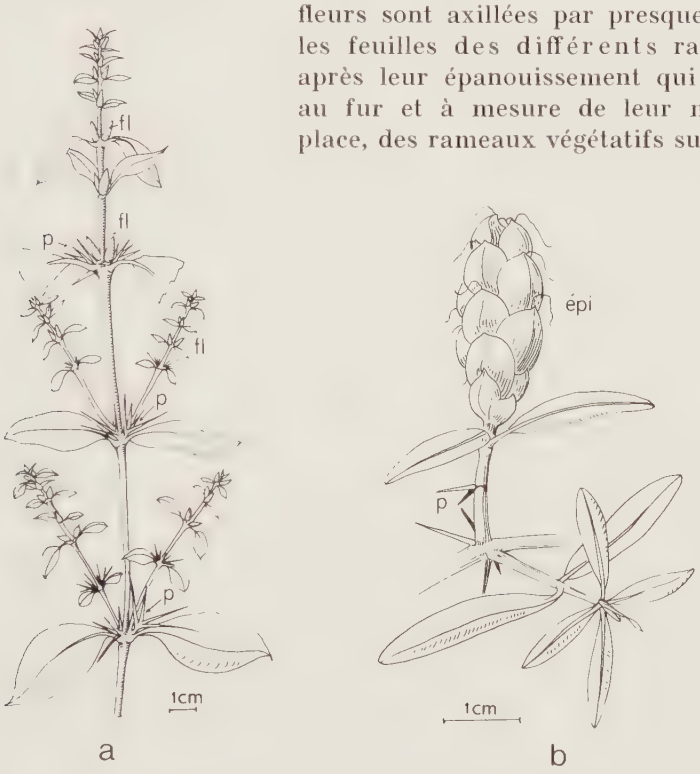


Fig. 7. — Répartition florale dans le genre *Barleria*.
a) B. prionitis; b) B. lupulina; p : épine; fl : fleur solitaire.

raires se développent entre le pédoncule floral et le pétiole de la feuille axillante;

— l'*épi lâche* de *B. prionitis* (fig. 7 *a*), *B. ventricosa, B. alata* : les fleurs se groupent à l'extrémité des rameaux, à l'aisselle de feuilles réduites. Chez *B. gossweileri,* celles-ci abritent des cymes;

— l'*épi compact* de *B. lupulina* (fig. 7 *b*), *B. noctiflora*... l'inflorescence est nettement individualisée; l'épi de *B. brownii* est ovale-subglomérulaire;

— le *glomérule* de *B. albostellata* (fig. 8) : le raccourcissement de l'axe de l'épi est important, mais insuffisant pour donner naissance au capitule.

Certaines espèces appartiennent à la végétation xérophile des steppes d'Afrique *(B. ventricosa, B. prionitis, B. gossweileri)*. La spinescence y est fréquente : chez *B. prionitis* par exemple, les épines correspondent soit aux fleurs latérales de la cyme (les épines d'*Asteracantha longifolia* et d'*Haplanthus* remplacent la fleur centrale de la cyme), soit

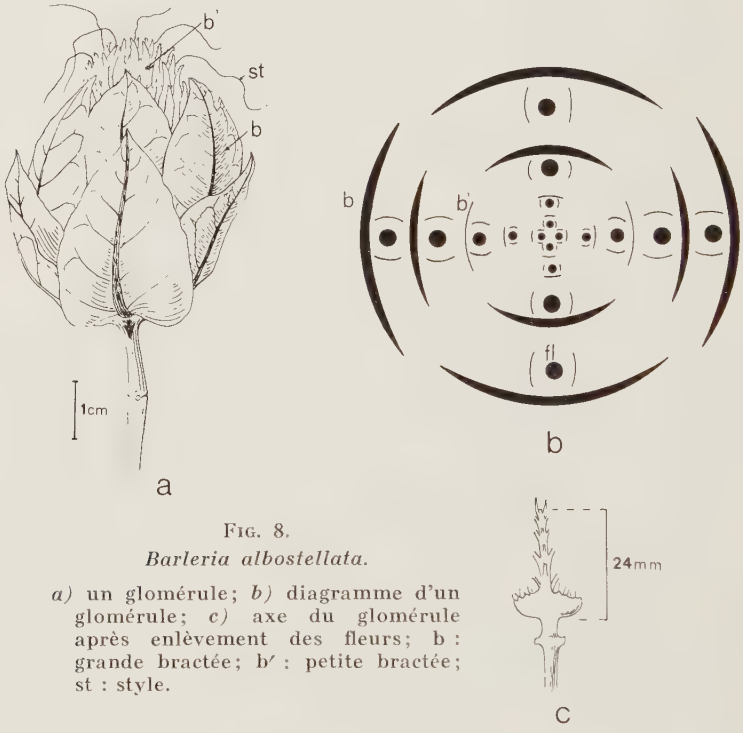


Fig. 8.
Barleria albostellata.

a) un glomérule; *b)* diagramme d'un glomérule; *c)* axe du glomérule après enlèvement des fleurs; b : grande bractée; b′ : petite bractée; st : style.

à des rameaux axillaires (rameaux courts) au-dessus desquels peuvent se développer des rameaux longs surnuméraires à structure normale.

A ces exemples, on peut rattacher ceux des genres *Blepharis* et *Crabbea*. *Blepharis saturejæfolia* est une espèce des savanes herbeuses ou de la végétation pionnière des éboulis et des substrats arides d'Afrique australe; ses fleurs sont disposées à l'aisselle de feuilles normales et ne constituent pas d'inflorescence bien définie. *Bl. linariæfolia,* espèce de la végétation xérophile des savanes d'Afrique tropicale, présente des épis caractéristiques. Les épis de *Bl. edulis,* espèce de la végétation désertique d'Afrique tropicale orientale et des Indes boréales occidentales, sont plus compacts encore. *Crabbea velutina* et *Cr. hirsuta* sont des espèces xérophiles d'Afrique tropicale et australe. Leurs inflorescences sont des capitules (fig. 9), dont les

bractées sont capables de mouvements hygroscopiques. Les capsules ont une ouverture hygrochasique.

A la lumière de ces quelques exemples, on note donc une curieuse coïncidence entre la condensation très poussée des inflorescences et l'adaptation xérophile.

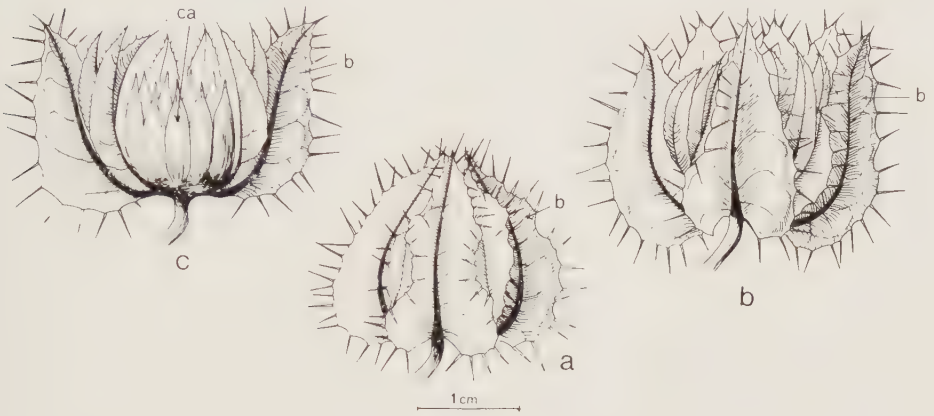


Fig. 9. — *Crabbea velutina.*
a) un capitule sec; *b)* un capitule mouillé; *c)* coupe dans un capitule; b : bractée; ca : calice.

2° *L'exemple des* Lepidagathis.

Les inflorescences : celles de *L. calycina* (fig. 10 *a*), de *L. alopecuroïdes, L. scariosa*... sont des épis bien individualisés. L'axe inflorescentiel de *L. lutea* (fig. 10 *b*), *L. anobrya, L. radicalis*... est très court, de telle sorte que les fleurs se rassemblent en glomérules, qui sont très souvent des ensembles spiciformes composés (fig. 11 *b''*). L'inflorescence de *L. epacridea* (fig. 10 *c*) correspond à un capitule, ce qui constitue un cas particulier chez les *Lepidagathis*.

La disposition des inflorescences sur la plante : l'axe principal de *L. alopecuroïdes* et de *L. calycina* est coiffé par un épi qui se reproduit à l'extrémité des différentes pousses latérales (fig. 11 *a*). Chez *L. radicalis*, les glomérules adoptent également une position terminale (fig. 11 *b*); cette espèce diffère des précédentes par les caractères suivants : les glomérules latéraux apparaissent sur des rameaux courts situés à l'extrémité de rameaux longs; seule la paire de bourgeons axillaires placée directement sous ces inflorescences se développe en rameaux longs après la floraison.

Les rameaux de *L. anobrya* (fig. 12) n'ont plus de glomérule terminal. Les inflorescences s'épanouissent latéralement à la base des différents rameaux, en général à l'aisselle des deux feuilles de premier nœud.

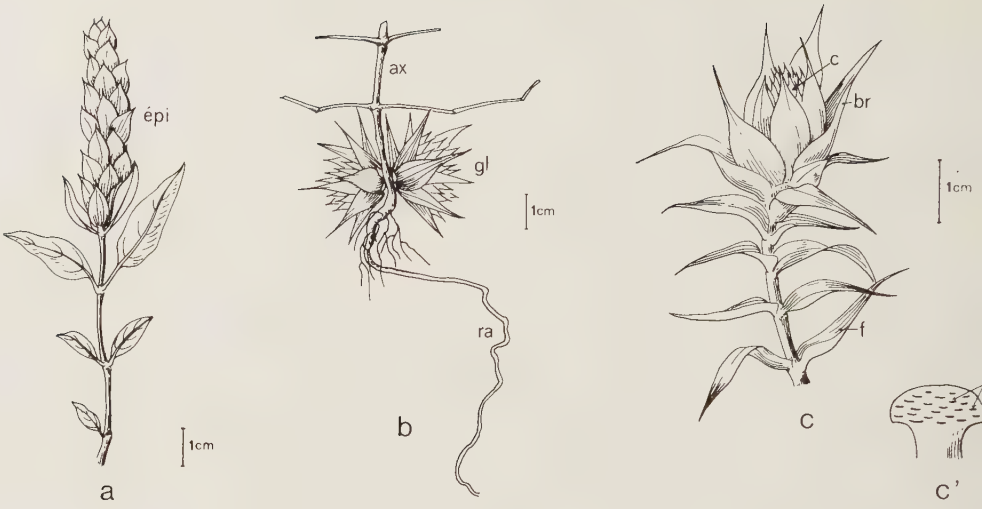


Fig. 10. — Les inflorescences dans le genre *Lepidathis*.
a) L. calycina; b) L. lutea; c) L. epacridea; ax : axe principal; gl : glomérule; f : feuille; ra : racine; br : bractée; c : calice. En *c'*, axe du capitule avec les traces tr des insertions florales.

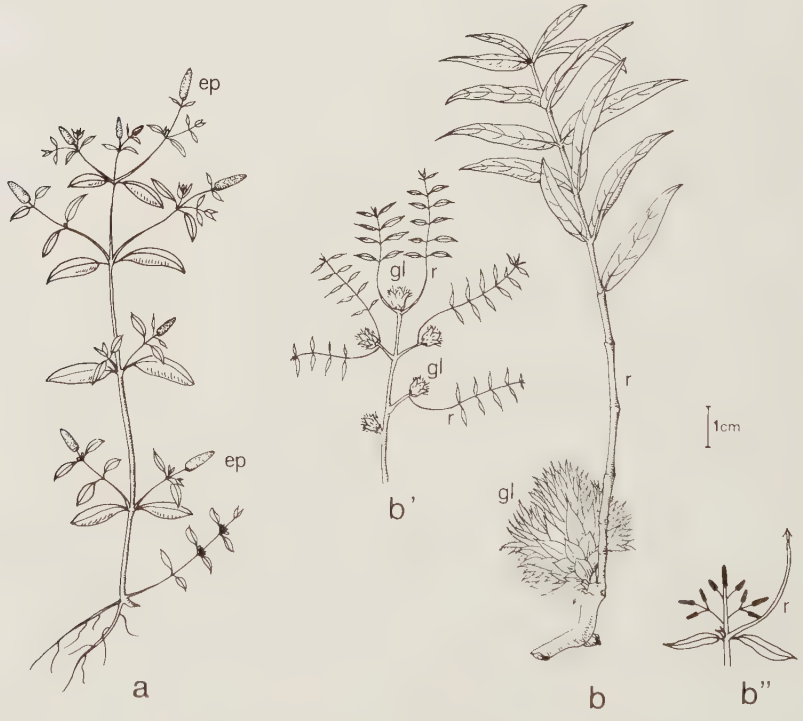


Fig. 11. — La répartition des inflorescences dans le genre *Lepidagathis*.
a) L. alopecuroides; b) L. radicalis : un rameau; *b')* schéma d'une partie d'une plante; *b")* schéma d'un glomérule montrant que celui-ci est composé d'un ensemble d'épis; gl : glomérule; r : rameau latéral.

La floraison est donc très précoce, aussi bien chez *L. radicalis* que chez *L. anobrya*. Elle a lieu soit sur des rameaux courts sans caractère végétatif, soit directement à partir de bourgeons axillaires situés à la base de rameaux en cours de développement, soit encore à l'extrémité de rameaux de la saison précédente.

L'essentiel du développement végétatif ne s'observe qu'ensuite. On note par ailleurs que ces espèces sont xérophiles et poussent dans les savanes soumises aux feux saisonniers. Les fleurs s'épanouissent après le passage du feu qui détruit une grande partie des rameaux anciens.

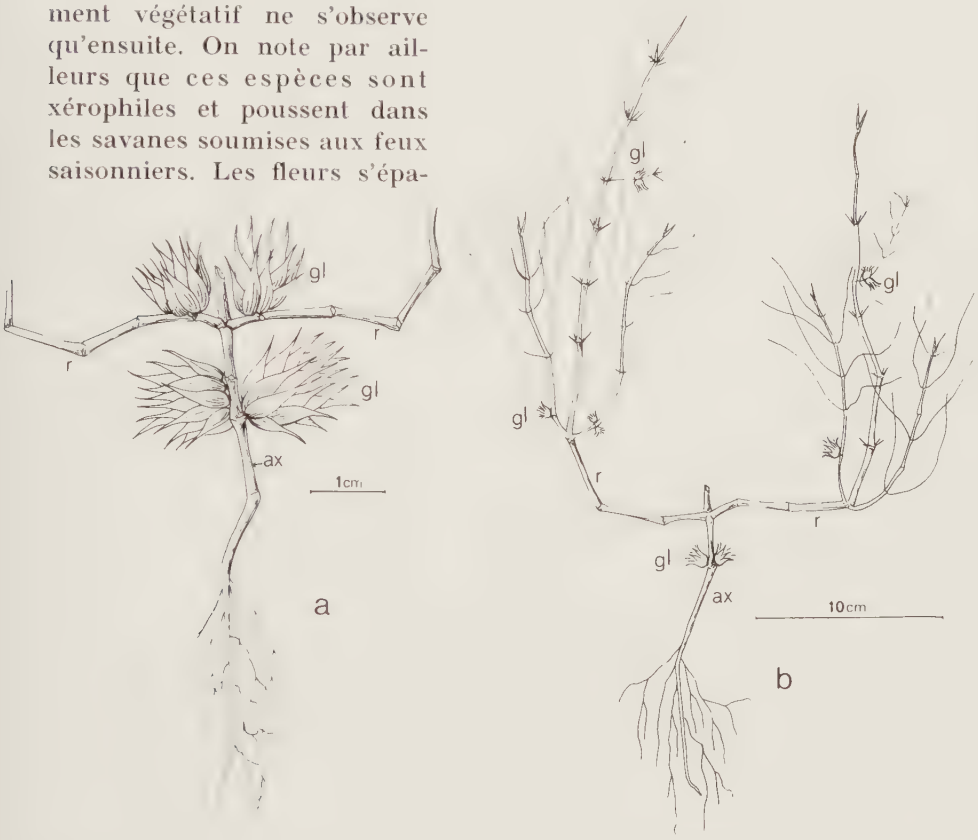


Fig. 12. — La répartition des inflorescences dans le genre *Lepidagathis : L. anobrya*. *b)* une plante; *a)* position des glomérules à la base de cette plante; gl : glomérule; ax : axe principal; r : rameau latéral.

Il y a donc chez ces espèces une inversion dans le cycle biologique : alors que généralement le floral s'établit sur le végétatif de la saison en cours, il apparaît ici sur le végétatif contemporain à peine ébauché ou sur celui de la saison précédente, et toujours nettement avant que n'ait lieu l'essentiel de la croissance végétative de la saison considérée.

La description succincte de ces quelques exemples montre que la biologie de ces *Lepidagathis* mériterait une attention toute particulière.

En résumé.

— La floraison dispersée s'observe par exemple dans les genres *Ruellia* et *Pseuderanthemum*; ces genres présentent également des inflorescences racémeuses. Le regroupement de grappes ou de thyrses, à l'extrémité des rameaux de certains *Pseuderanthemum,* donne naissance à un aspect particulier de floraison condensée.

— On note une curieuse coïncidence entre la présence d'inflorescences en glomérule ou en capitule et les conditions xérophiles auxquelles sont soumises certaines espèces des genres *Barleria, Blepharis, Crabbea* et *Lepidagathis.* Les espèces savanicoles de ce dernier genre révèlent en outre une biologie particulière : la floraison est précoce; elle a lieu soit sur des rameaux anciens, soit sur les parties nouvelles de rameaux dont la croissance est à peine entamée.

CHAPITRE II

TYPOLOGIE DES INFLORESCENCES

Les récents travaux de Troll rassemblés dans un premier ouvrage (1964) incitent à envisager l'étude des inflorescences sous un angle nouveau. Ils diffèrent en effet des travaux antérieurs, pour lesquels la bibliographie abonde (voir p. 227), par le fait qu'ils portent sur l'analyse de la plante tout entière; ainsi l'inflorescence n'est-elle plus étudiée pour elle-même : elle fait partie d'un ensemble dans lequel elle s'intègre sous des aspects divers, mais surtout et selon sa position sur tel ou tel rameau, elle prend une valeur différente.

Le grand mérite de Troll a non seulement été de mettre en évidence, à l'aide d'un nombre considérable d'observations minutieuses, les rapports existant entre les différentes inflorescences d'un même individu, mais aussi et surtout ceux s'établissant entre ces inflorescences et toutes les parties végétatives de la plante.

Certes, sa terminologie, élaborée dans un esprit purement descriptif, devient très rapidement fort complexe et, prisonnier de son glossaire, Troll ne peut éviter certaines notions discutables (synflorescence, monotélie-polytélie...). Cela n'enlève rien à la valeur de certaines autres notions que nous avons déjà retenues (Maresquelle, 1964; Sell, 1964) et qui sont de la plus grande utilité pour la compréhension des phénomènes de floraison.

A. — DÉFINITIONS

L'exemple de *Justicia simplex* (fig. 13 et pl. 1, fig. 1) servira à présenter les notions les plus intéressantes qui peuvent être utilisées comme base de toute étude touchant aux questions inflorescentielles.

L'observation comparative d'une plante normalement développée et d'une plante chétive (fig. 14) permet de définir l'*inflorescence principale Ip* (Hauptfloreszenz de Troll) :

— elle coiffe l'axe principal;

— elle correspond à la *floraison minimum* d'un individu;

— son épanouissement est *précoce* par rapport à celui de toutes les autres inflorescences portées par les rameaux issus de l'axe principal.

Les rameaux latéraux qui viennent renforcer, enrichir l'axe principal et dont le développement est fonction de la vigueur de la plante, sont des *pousses de renfort* (pr). Ces pousses correspondent aux pousses d'enrichissement (Bereicherungstriebe) de Braun (1851) et aux paraclades (Parakladien) de Troll. Chacune d'elles est terminée

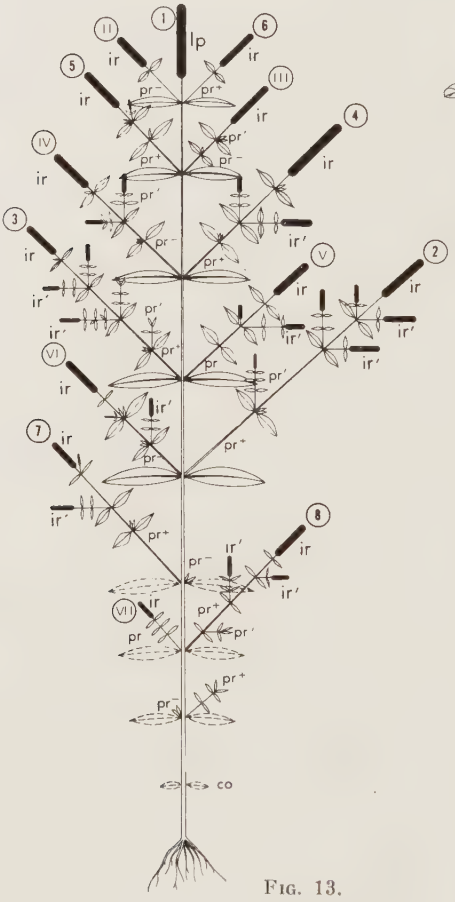


Fig. 13.

Fig. 14. — *Justicia simplex :* formes chétives.

Fig. 13. — *Justicia simplex :* schéma d'une plante; pr⁺ : pousse de renfort favorisée; pr⁻ : pousse de renfort non favorisée; de 1 à 8 : ordre de floraison des pr⁺; de II à VII : ordre de floraison des pr⁻.

par une inflorescence semblable à l'inflorescence principale; ces inflorescences sont des *inflorescences de renfort* (ir) ou cofloresences (Cofloreszenzen de Troll). Chaque pr peut à son tour porter des rameaux latéraux qui sont des pr de deuxième ordre, coiffée chacune par une ir de deuxième ordre, et ainsi de suite.

On constate donc que :

– l'axe principal comprend une partie supérieure florale constituant l'Ip et une base végétative susceptible d'être enrichie par des pr *(zone d'enrichissement* ou *zone de renfort);*

— les pousses de renfort, qu'elles soient de 1er, 2e, 3e... ordre, com-

prennent elles aussi une inflorescence terminale (ir) et, en général, une zone d'enrichissement inférieure; elles sont donc des *répétitions morphogénétiques* fidèles d'une même décision apparue en premier lieu sur l'axe principal. Déjà, Braun (1851) proposait, avec celui des « pousses d'enrichissement », le terme de « pousses de répétition » (Wiederholungstriebe).

B. — NATURE DE L'INFLORESCENCE PRINCIPALE

L'inflorescence principale qui se répète à tous les niveaux sur la plante correspond donc à l'*inflorescence fondamentale* de l'espèce.

Elle est un épi simple chez *Justicia simplex* (fig. 14). Chez *Odontonema callystachyum* (fig. 15 et pl. 1, fig. 2 et 3), elle est une grappe de cymes, c'est-à-dire un thyrse, chaque cyme étant accompagnée de cymes surnuméraires à développement basipète. Le glomérule est fondamental chez *Barleria albostellata* (fig. 8), tandis que le capitule est spécifique chez *Lepidagathis epacridea* (fig. 10).

On verra plus loin que l'inflorescence principale peut prendre des aspects plus complexes: grappes d'épis de *Justicia debilis*, grappes doubles d'épis d'*Hypoestes paniculata* ; elle

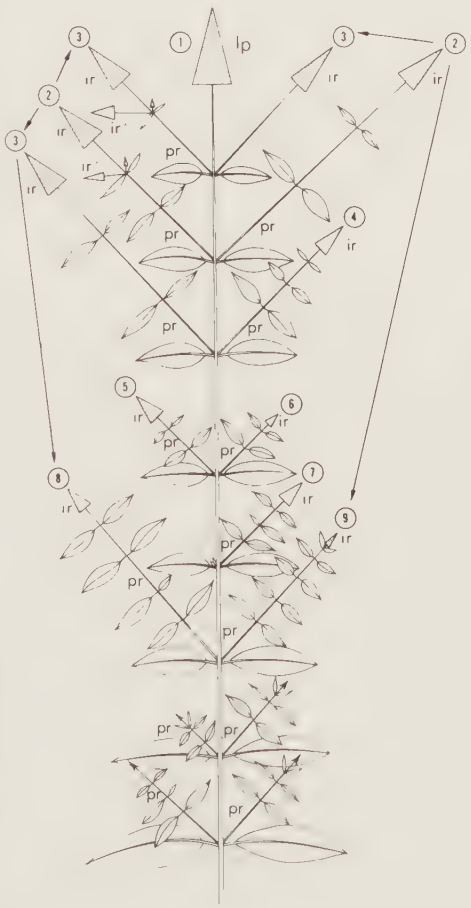


Fig. 15. — *Odontonema callystachyum* : schéma de l'extrémité d'une plante; de 1 à 9 : ordre de floraison des thyrses.

est par ailleurs souvent touchée par l'anisocladie et l'anisophyllie.

Excepté les quelques cas de fleurs ou cymes isolées et dispersées qui posent un problème particulier, l'inflorescence racémeuse constitue le type fondamental chez les Acanthacées. On verra que, dans le cadre

de cette étude, il importe peu que l'inflorescence principale soit une grappe, un épi, un thyrse, un glomérule ou un capitule; l'important est de savoir si elle correspond à un racème simple ou composé. Aussi adopterons-nous d'une manière générale le terme de « racème » ou de « botryoïde » : monobotryoïde, dibotryoïde, tribotryoïde, pléiobotryoïde... selon que l'inflorescence sera simple ou comprendra des ramifications de 1er, 2e ou nème ordre. Il s'agit donc toujours et avant tout de définir l'inflorescence fondamentale de l'espèce à étudier : ainsi seront déterminées son Ip et partant, ses ir.

C. — LE SENS DE FLORAISON LE LONG DE L'AXE PRINCIPAL D'UNE PLANTE

Dans la majorité des travaux, le sens de floraison est toujours considéré comme un caractère secondaire. Ainsi Eichler (1875, p. 33) s'attache essentiellement à l'étude du mode de ramification des axes inflorescentiels pour caractériser les ensembles floraux; le sens de floraison ne présente pour lui que peu d'intérêt. Goebel (1931) n'évoque l'épanouissement floral que pour traiter une question biologique particulière (p. 160-162) ou quand, dans un esprit purement morphologique, il reprend les définitions de Warming à propos des inflorescences racémeuses et cymeuses à épanouissement respectivement centripète et centrifuge, pour affirmer que même l'initiation dans le temps des bourgeons floraux, beaucoup plus que le sens de floraison, ne peut être considérée comme un caractère essentiel (p. 85).

Bolle (1940) et Schuepp (1942), sans tomber dans l'erreur de Guillard (1857) qui propose une classification des inflorescences comprenant de trop nombreuses nouveautés terminologiques, caractérisent les ensembles floraux d'après leur initiation dans le temps, leur développement et leur épanouissement en montrant que ce dernier suit l'âge morphologique des fleurs.

Mais dans tous les cas, et quelle que soit la place que donnent les différents auteurs à l'étude du sens de floraison, l'inflorescence n'est considérée qu'en tant que groupement de fleurs. On examine donc uniquement l'inflorescence fondamentale d'une espèce. On affirme ou infirme la valeur morphologique de l'épanouissement des fleurs dans la cyme, la grappe ou le panicule; tandis qu'on renonce à analyser l'ordre qui s'établit dans la floraison le long de l'axe principal et de ses ramifications de la plante tout entière. Il est d'ailleurs étonnant que Troll, auquel nous sommes redevables d'une typologie dont certaines notions sont indubitablement fondamentales pour toute étude des ensembles inflorescentiels d'une plante, ne montre que peu d'intérêt pour l'épanouissement floral.

Pour Maresquelle (1965, p. 439), qui reprend la notion de « ren-

Planche 1

1. *Justicia simplex.* Ip : inflorescence principale; ir : inflorescence de renfort de premier ordre; ir' : inflorescence de renfort de deuxième ordre.
2. *Odontonema callystachyum.* Ip : inflorescence principale; ir: inflorescence de renfort. Plante avant l'épanouissement des fleurs.
3. *Odontonema callystachyum.* La même plante à un stade de floraison plus avancé.

fort » de Troll, la floraison du « panicule cymeux » que Zimmermann (1935) présente comme inflorescence primitive, se fait dans « l'ordre naturel, donc sans contredire l'ordre morphologique de mise en place des méristèmes », et l'auteur admet que « la fleur terminale doit bénéficier de l'activité prédominante du méristème du sommet, donc fleurir avant ses voisines... ». Le problème de l'ordre de floraison, que cet ordre soit conforme à l'ordre morphologique naturel (grappes ou cymes) ou contraire à cet ordre (floraison descendante des inflorescences de renfort), est donc posé; il prend son importance aussi bien dans les questions morphologiques portant sur la filiation des inflorescences dans un groupe taxinomique défini, que dans les questions physiologiques ayant trait aux corrélations qui président au développement des différentes parties végétatives et reproductrices d'une même plante.

En ce qui concerne le sens de floraison, on retiendra trois faits essentiels :

— l'inflorescence de renfort s'épanouit après l'inflorescence principale (d'où d'ailleurs la notion de renfort);

— le régime de succession descendante (ou centrifugie) des inflorescences de renfort est très répandu chez les Angiospermes (voir Maresquelle depuis 1961 et Sell depuis 1964) et tous les exemples analysés par la suite;

— la floraison montante (ou centripétie) d'une partie des inflorescences de renfort placées directement sous l'Ip est beaucoup moins fréquente; la floraison descendante se retrouve toujours vers la base de l'axe principal.

Les deux exemples déjà présentés plus haut illustrent ces données. La figure 14 montre comment l'épanouissement des ir de *Justicia simplex* est strictement centrifuge sur une plante chétive, alors que les ir supérieures d'une plante normalement développée fleurissent dans l'ordre centripète, la centrifugie n'affectant que les ir inférieures. L'ordre de floraison des ir d'*Odontonema* est descendant sur la figure 3, pl. 1), mais parfois quelques ir voisines de l'Ip primiflore s'épanouissent dans l'ordre ascendant (fig. 15).

D. — FLORAISON DE RENFORT DU TYPE SURNUMÉRAIRE

Une expression supplémentaire de la vigueur d'une plante est la production de formations surnuméraires sous la forme de fleurs, d'inflorescences ou de pousses florifères (Sell, 1967 *d*). Ces productions sont également des répétitions fidèles des organes déjà en place sur la plante.

1° Les fleurs surnuméraires.

La fleur surnuméraire est fréquente chez les Acanthacées; elle apparaît en général en position basipète (entre la fleur primaire et le pétiole de la feuille axillante) : chez *Ruellia solitaria* (fig. 16 *a*) et

Fig. 16. — Fleurs surnuméraires.

a) à *d)* les différentes étapes du développement d'une fleur primaire fl_1 et d'une fleur surnuméraire à l'aisselle d'une feuille de *Ruellia solitaria; e)* fleur primaire (fl_1) et fleur surnuméraire (fls) de *Ruellia devosiana; f)* coupe à l'aisselle d'une feuille de *Ruellia devosiana,* montrant la base des deux fleurs.

R. devosiana (fig. 16 *e*), elle accompagne la fleur solitaire latérale; chez *Hemigraphis colorata,* elle s'insère près des fleurs basales de l'épi terminal; chez *Peristrophe salicifolia,* elle s'enrichit pour donner une cyme fleurissant beaucoup plus tardivement que la cyme latérale primaire.

Le cas de *Ruellia grœcizans* est un peu différent. L'extrémité de l'axe principal porte des cymes latérales dont la fleur centrale avorte fréquemment (fig. 17). Chacune de ces cymes correspond, comme on a vu, à une fleur enrichie. Il est tout à fait courant d'observer à l'aisselle des premières préfeuilles (et parfois même à celle des préfeuilles d'ordre plus élevé), des cymes à développement et floraison plus tardifs. Le bourgeonnement surnuméraire n'apparaît donc pas sur l'axe principal, mais sur la fleur latérale. Des coupes longitudinales pratiquées à ce niveau montrent qu'il existe toute une série basipète de bourgeons surnuméraires. Notons encore que, si la fleur centrale de la cyme primaire est le plus souvent avortée, celle de la cyme surnuméraire est en général développée. Notons enfin que dans la région

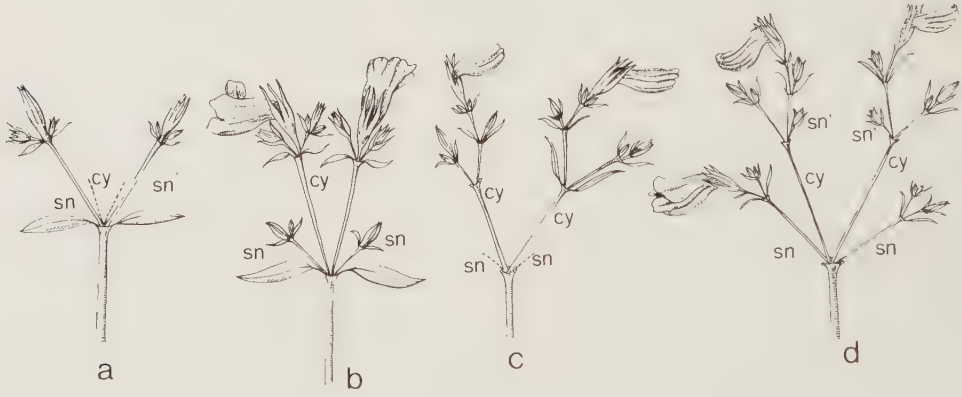


Fig. 17. — Floraison surnuméraire chez *Ruellia graecizans*.

En *b)* le cas le plus courant; en *d)* floraison très abondante avec apparition de fleurs surnuméraires (sn') dans les cymes primaires (cy); en *a)* ablation des cymes primaires provoquant le développement plus rapide des cymes surnuméraires (sn); en *c)* ablation des cymes surnuméraires n'entraînant aucun changement dans le développement des cymes primaires.

végétative inférieure de l'axe principal, les renforts portent des cymes latérales accompagnées, elles aussi, de cymes surnuméraires dont la position est tout à fait semblable à celle des précédentes.

La floraison surnuméraire d'*Odontonema callystachyum* paraît plus complexe. Cette Acanthacée présente une inflorescence principale et des inflorescences de renfort très florifères (fig. 18). Chacune de ces inflorescences est une grappe de cymes, enrichie de cymes surnuméraires plus ou moins développées. On observe tout le long de ces grappes plusieurs vagues successives de floraison, correspondant à l'épanouissement centripète des ordres successifs de fleurs des cymes primaires et des cymes surnuméraires. Ces dernières ont une floraison plus tardive. Il en résulte que ces grappes présentent continuellement, à partir d'un certain moment et d'une extrémité à l'autre, des fleurs épanouies. Le cas d'*Odontonema callystachyum* n'est pas sans rappeler celui de *Verbascum thapsiforme* (fig. 19) décrit par

Troll (1957). L'une et l'autre espèce ont des inflorescences extrêmement abondantes. Chez *Odontonema*, elles sont le résultat de l'enrichissement cymeux de la fleur primaire et de l'unique fleur surnuméraire,

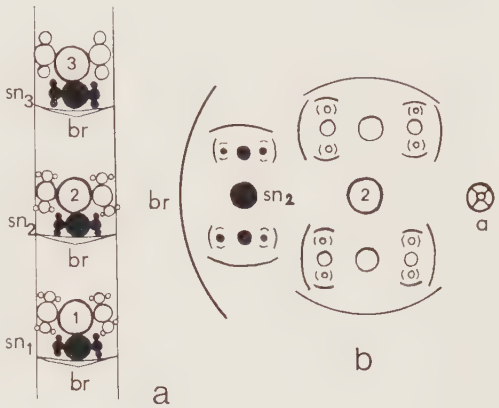


Fig. 18.
Floraison surnuméraire chez *Odontonema callystachyum*.

a) représentation schématique d'une partie d'une orthostique; *b)* diagramme de l'ensemble floral situé à l'aisselle d'une bractée.

Chiffres encerclés : ordre de floraison des cymes primaires (cercles blancs); sn1 à sn3 : cymes surnuméraires (cercles noirs); br: bractée; a : axe.

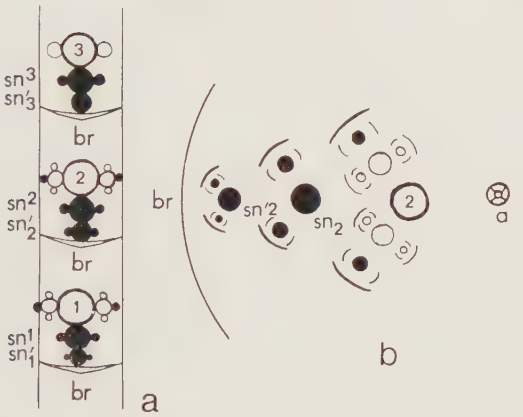


Fig. 19.
Floraison surnuméraire chez *Verbascum thapsiforme*.

Même légende que pour la figure 18; sn' : deuxième série de cymes surnuméraires.

alors que chez *Verbascum*, elles sont celui du renforcement de la cyme primaire par un ensemble unisérié basipète de fleurs surnuméraires dont la tendance cymeuse est peu marquée.

2° *Les pousses surnuméraires.*

La présence de pousses surnuméraires est également très fréquente au sein des Acanthacées : *Golfussia isophylla*, *Hygrophila longifolia*, *Hemigraphis colorata*, *H. repanda*, *Petalidium crispum*, etc.

Sur *Jacobinia suberecta* par exemple, l'anisocladie, qui touche les renforts, se répercute sur les surnuméraires.

Dans tous les cas, ces pousses reproduisent fidèlement la structure des renforts.

3° Cas particuliers.

Barleria acanthoides porte à l'aisselle de chacune de ses feuilles : 1° un ensemble d'épines longues et courtes; 2° une pousse feuillée en position acropète par rapport aux épines. Selon Troll (1937), l'ensemble épineux constitue le bourgeon primaire (dans ce cas un rameau court) et l'ensemble feuillé un bourgeon surnuméraire (rameau long). *B. lupulina* révèle une morphologie tout à fait identique (fig. 7 *b*).

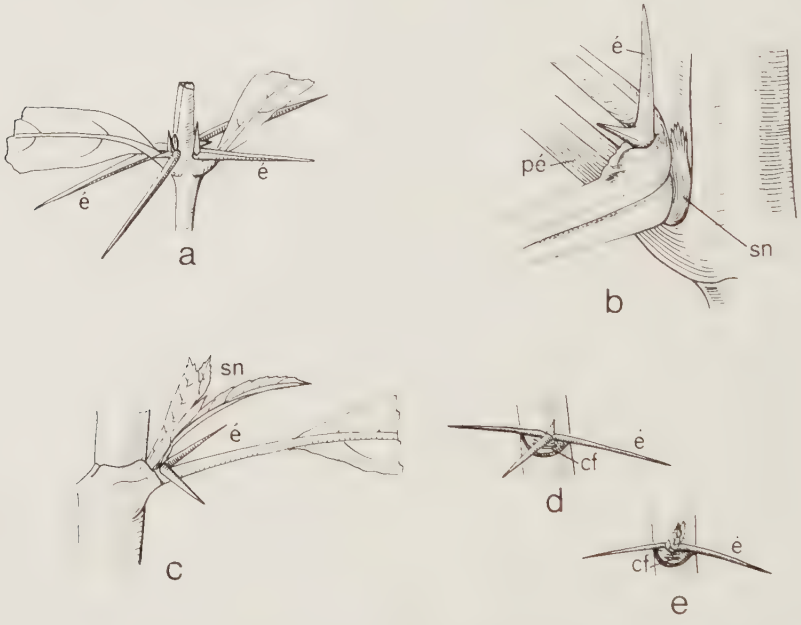


Fig. 20. — *Barleria prionitis.*

é : épine; pé : pétiole foliaire; sn : pousse surnuméraire; cf : cicatrice foliaire; *a-b)* aisselle foliaire occupée par une pousse épineuse et une pousse feuillée; *c)* et *e)* rameau feuillé axillaire à épines basales; *d)* aisselle foliaire occupée uniquement par une pousse épineuse.

Chez *B. prionitis* par contre, l'aisselle d'une feuille est occupée, selon Troll, par un seul rameau feuillé pourvu d'épines à sa base. Troll considère cette pousse comme étant le bourgeon primaire et se demande s'il n'y a pas homologie entre celui-ci et la pousse surnuméraire. Nos observations sur cette espèce nous ont conduit à relever trois ensembles axillaires possibles (fig. 20) : 1° un ensemble uniquement épineux; 2° un rameau feuillé à épines basales; 3° une pousse épineuse et une pousse feuillée (cas semblable à celui de *B. acanthoides*).

Le bourgeon primaire est donc toujours épineux, du moins à sa base; il peut conserver une activité méristématique apicale et former ainsi un axe feuillé, mais il peut également ne pas poursuivre son

développement, dans lequel cas il est souvent accompagné d'un bourgeon végétatif surnuméraire apparaissant au-dessus de lui. Il n'y a donc aucune raison de rechercher une homologie entre le bourgeon primaire et le surnuméraire.

Signalons encore simplement le cas particulier de *Petalidium variabile* var. *spectabile* décrit par P. G. Meyer (1961). Le développement important de pousses surnuméraires favorisées, qui rejettent latéralement l'axe principal, donne lieu à un « *pseudodichasium* » fort curieux.

4° *Fleurs et pousses surnuméraires sur la même plante.*

La présence simultanée sur une même plante des deux formes de bourgeonnement surnuméraire est fréquente. Nous nous limiterons à évoquer les exemples de *Ruellia grœcizans*, *R. solitaria* et *Hemigraphis colorata*.

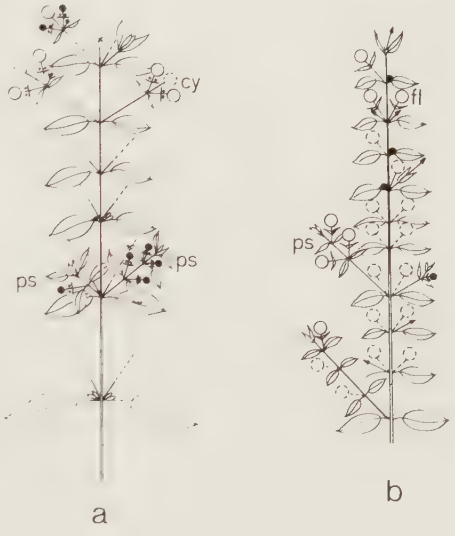


Fig. 21.

Productions surnuméraires chez *Ruellia graecizans (a)* et *Ruellia solitaria (b)*; ps: pousse surnuméraire.

Ruellia grœcizans offre l'exemple d'une espèce où les deux types de surnuméraires se trouvent à deux niveaux différents : fleurs surnuméraires se formant assez rapidement après la floraison primaire au niveau des premières préfeuilles des cymes latérales (fig. 17) et pousses surnuméraires florifères apparaissant beaucoup plus tardivement à l'aisselle des feuilles de l'axe principal (fig. 21 *a*).

Le cas de *Ruellia solitaria* est beaucoup plus courant. Chaque axe croît indéfiniment tout en produisant au fur et à mesure des fleurs latérales (monopode florifère). Pendant une certaine période de sa vie et pour des raisons non étudiées ici, l'axe, au lieu de former des

fleurs surnuméraires telles qu'elles ont été décrites plus haut, se voit enrichi de rameaux surnuméraires (fig. 21 *b*) allant très rapidement à fleurs. On a ici l'exemple d'une plante chez laquelle le bourgeonnement surnuméraire est constitué au même niveau soit de fleurs, soit de pousses surnuméraires.

Chez *Hemigraphis colorata* par contre, les régions de l'axe dans lesquelles apparaît chacun des deux types de bourgeonnement surnuméraire sont bien déterminées : fleurs surnuméraires dans l'épi terminal et pousses surnuméraires dans la base végétative de la plante.

En résumé, on retiendra de Troll les notions d'*inflorescence principale,* de *pousses et d'inflorescences de renfort,* notions qui apparaissent comme fondamentales. L'Ip qui, chez les Acanthacées, correspond en général à un *botryoïde simple ou composé* est facilement discernable de par sa *primiflorie,* sa position terminale sur l'axe principal et par le fait qu'elle se répète fidèlement sur les rameaux latéraux. La floraison surnuméraire est une floraison de renfort supplémentaire, qui apparaît sous la forme de fleurs ou de pousses végétatives florifères. Sa répartition sur la plante est variable selon les espèces.

L'analyse du *sens de floraison* revêt son importance, si l'on s'attache à l'ensemble des inflorescences d'une même plante; elle permet de donner à la morphologie un caractère plus dynamique et d'aborder en toute connaissance de cause l'étude des phénomènes de stimulation et d'inhibition, dont résultent la *floraison descendante des ir* si largement répandue et contraire à l'ordre naturel de mise en place des méristèmes et la *floraison montante* qui se présente comme un phénomène secondaire, bien qu'elle semble refléter une succession naturelle.

CHAPITRE III

LES INFLORESCENCES DÉRIVÉES

Deux catégories d'inflorescences dérivent de la typologie définie précédemment :

— les inflorescences simples conditionnées par l'anisocladie et l'anisophyllie;

— les inflorescences tronquées.

Les principales tendances évolutives reconnues dans ces deux catégories d'inflorescences dérivées nous permettront alors d'interpréter quelques inflorescences complexes.

A. — LES INFLORESCENCES SIMPLES CONDITIONNÉES PAR L'ANISOCLADIE ET L'ANISOPHYLLIE

Les inflorescences de nombreuses espèces d'Acanthacées sont soumises à l'inégalité des organes d'un même nœud et ceci à tous les niveaux des différents axes de la plante : axes principaux, axes latéraux, axes inflorescentiels principaux ou secondaires. Plusieurs exemples ont déjà été analysés (Sell, 1968 *a* et *b*) et ont montré l'influence de cette inégalité qui engendre le plus souvent des *inflorescences unilatérales (Asystasia gangetica, A. bella, Phaulopsis imbricata, Thunbergia laurifolia...)*. L'appauvrissement floral et la contraction des axes de telles inflorescences conduisent aux *épis unilatéraux pauciflores (Justicia comata, J. furcata, Jacobinia suberecta, Hypoestes phyllostachya...)*.

Les quelques exemples supplémentaires suivants seront utiles par la suite tout en illustrant la fréquence de ce type d'inflorescence.

a) Peristrophe.

Les épis unilatéraux de *P. speciosa* ont parfois 2-3 fleurs qui s'épanouiront (fig. 22); tandis qu'une seule fleur va à terme dans ceux de *P. salicifolia* (fig. 23) et de *P. bicalyculata* (fig. 24).

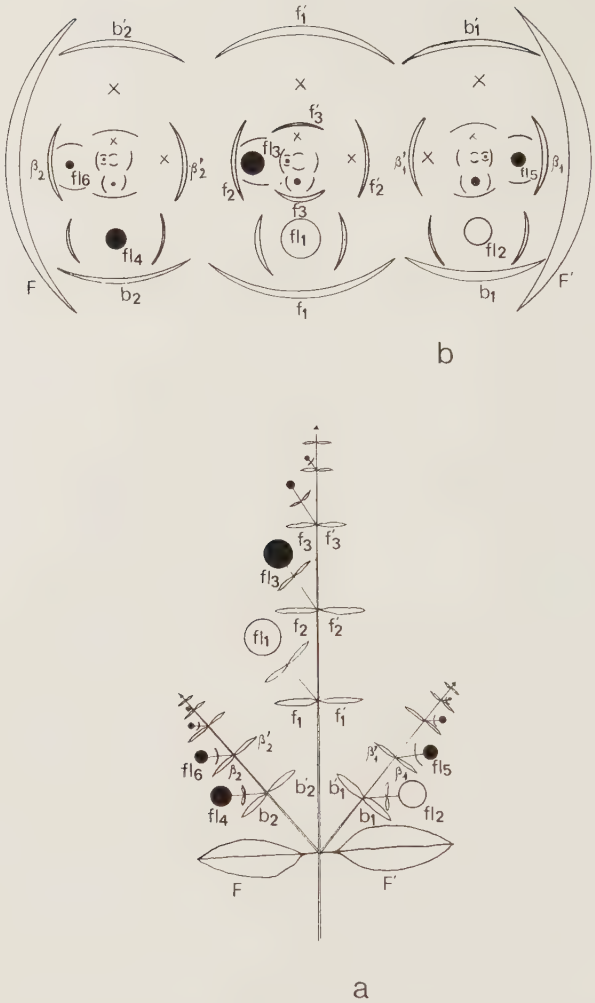


Fig. 22. — *Peristrophe speciosa :*
Schéma de l'extrémité d'une plante; en *b)* le diagramme de cette extrémité. F et f : feuilles numérotées du bas vers le haut; fl : fleurs numérotées selon leur ordre de floraison; b : bractée; β : bractéoles.

b) Dicliptera.

Les inflorescences du genre *Dicliptera* sont construites sur le même schéma : l'ensemble compris entre deux bractées correspond à un *épi unilatéral uniflore* chez *D. resupinata* (fig. 25) et *D. maculata.*

c) Hypoestes.

Ce que l'on aurait tendance à considérer comme étant une fleur solitaire chez *H. phyllostachya* (voir Sell, 1968 *a*, fig. 15) est en

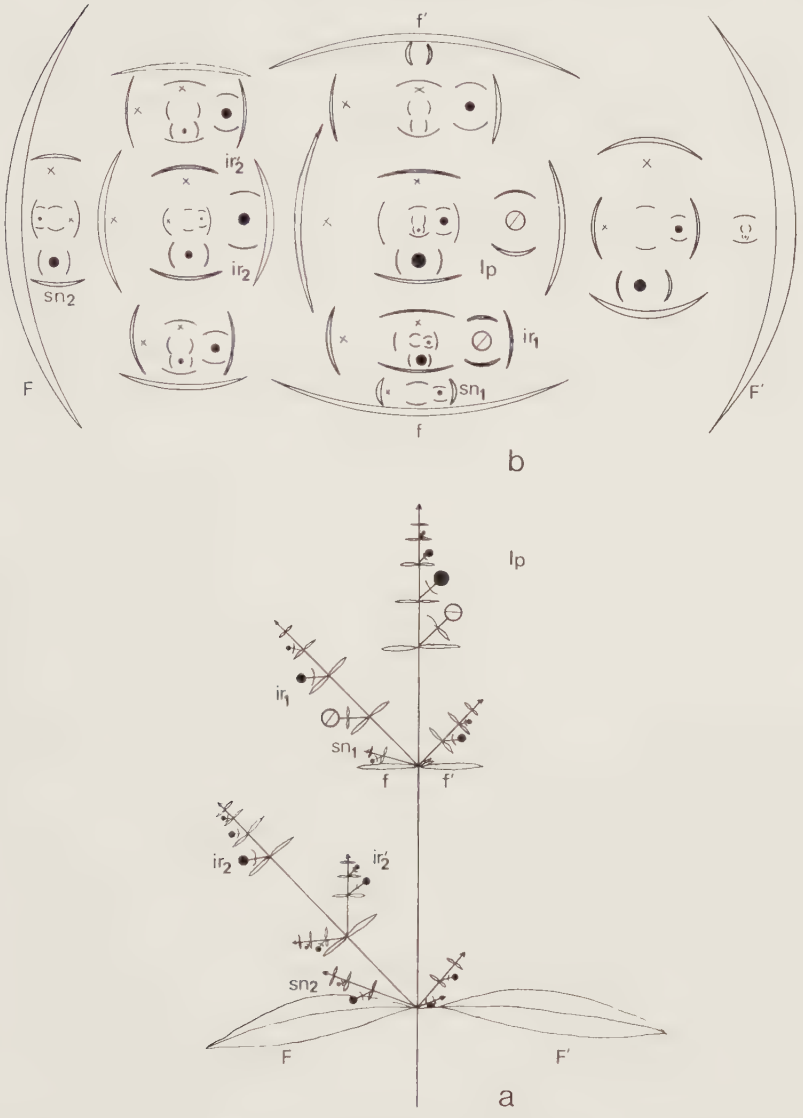


FIG. 23. — *Peristrophe salicifolia.*
a) schéma de l'extrémité d'une plante; *b)* le diagramme de cette extrémité; f et f' : feuilles; F et F' : grandes feuilles de la base.

réalité un *épi unilatéral pauciflore,* dont une seule fleur réalise en général un développement complet.

De telles inflorescences se retrouvent chez toutes les espèces du genre *Hypoestes.*

L'anisocladie et l'anisophyllie donnent donc naissance à des *structures inflorescentielles particulières* que l'on peut faire dériver du type normal, défini dans le chapitre précédent. Elles conditionnent

essentiellement des inflorescences unilatérales. Une telle inflorescence est spécifique et fournit l'inflorescence principale qui correspond ainsi dans de nombreux cas *(Phaulopsis imbricata, Justicia, Asystasia,*

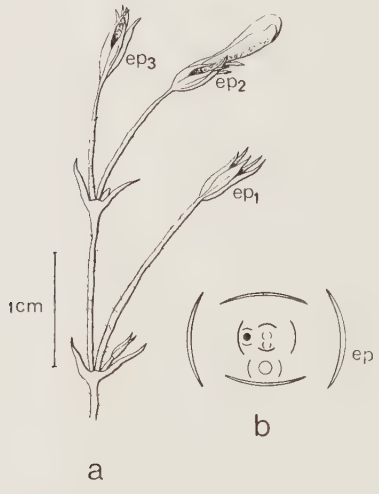


Fig. 24.
Peristrophe bicalyculata.
a) extrémité florifère d'un rameau; *b)* diagramme d'un épi unilatéral pauciflore.

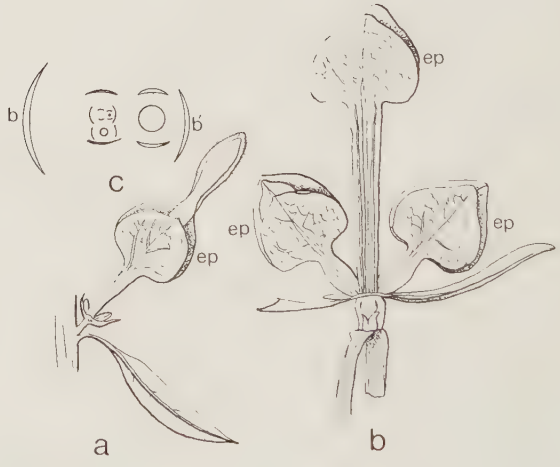


Fig. 25.
Dicliptera resupinata.
a) ensemble floral d'une aisselle foliaire (stade jeune); *b)* stade plus avancé d'un tel ensemble floral; *c)* diagramme d'un épi unilatéral pauciflore; *b* et *b')* bractées.

Peristrophe...) à un épi terminal unilatéral plus ou moins contracté et pauciflore qui se répète à des degrés divers sur les côtés, en constituant des inflorescences de renfort.

B. — LES INFLORESCENCES TRONQUÉES

La notion « d'inflorescence tronquée », déjà présentée à l'appui du genre *Justicia* (Sell, 1968 *c*), sera reprise ici plus en détail :

1° *L'exemple du genre* Justicia.

a) Les fleurs ou cymes isolées.

Le type J. prostata (= *Gendarussa prostata*) (fig. 26 *a*) : les fleurs isolées ont une distribution quelconque à l'aisselle des feuilles des différents rameaux prostrés. Chez *J. cordata* (= *Gendarussa cordata*)

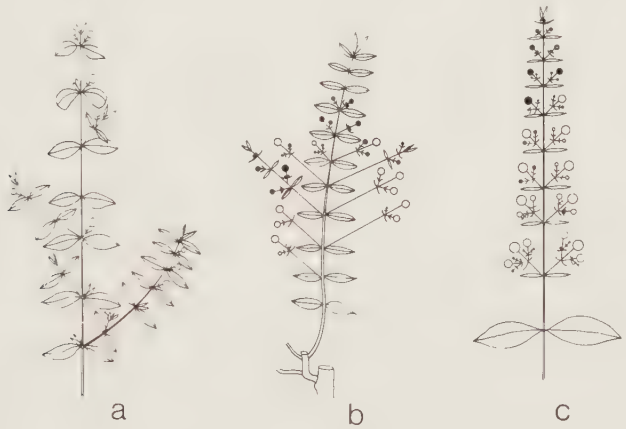


Fig. 26. — Le genre *Justicia*.
a) J. prostrata; b) J. cordata; c) J. gendarussa.

les fleurs, dans ce cas, enrichies en cymes par fertilisation des préfeuilles, apparaissent groupées dans les régions distales des rameaux (fig. 26 *b*) ; ce monopode florifère, à floraison centripète, devient encore plus net chez *J. cuneata* (= *Gendarussa cuneata*). Chez *J. hyssopifolia* (= *Gendarussa hyssopifolia*) et *J. schimperiana* (= *Tyloglossa rostrata*), on peut déjà parler d'un épi très lâche de cymes dans le premier cas, de fleurs dans le second.

Le type J. gendarussa (= *Gendarussa vulgaris*) (fig. 26 *c*) : les cymes se rassemblent à l'extrémité des rameaux en un épi bien individualisé par le raccourcissement des entrenœuds et la diminution importante des dimensions des feuilles.

La vraie floraison dispersée apparaît donc comme exceptionnelle dans le genre *Justicia*. Les fleurs isolées des exemples cités ci-dessus

se retrouvent, dans la majorité des cas, groupées à l'extrémité des rameaux pour y constituer un épi plus ou moins lâche. Le type *J. gendarussa* annonce nettement l'exemple suivant :

b) **Le racème ou monobotryoïde terminal.**

On rappellera brièvement que l'inflorescence racémeuse est fondamentale chez les Acanthacées et que par « racème » ou « botryoïde » nous définissons aussi bien la grappe simple ou composée de fleurs solitaires ou de cymes, que toutes les inflorescences spiciformes, glomériformes ou capituliformes qui en dérivent.

Le type J. simplex (= *Rostellularia abyssinica*) (fig. 27 *a* et pl. 3, fig. 1) : cette espèce, déjà décrite par ailleurs (p. 241 et SELL, 1968 *c*), présente un épi terminal très compact et nettement individualisé (dimorphisme foliaire net et brutal entre la base végétative et l'extrémité florale). L'Ip est donc un *racème* ou *monobotryoïde* terminal à épanouissement floral précoce par rapport à l'ensemble des ir.

De nombreuses autres espèces correspondent à ce type : *J. major* (= *Tyloglossa major*), *J. betonicoïdes, J. betonica, J. pseudorungia, Monechma ndellense, J. procumbens* (= *Rostellularia mollissima*), *J. ciliata* (= *Monechma ciliatum*)...

c) **L'homogénéisation des extrémités florifères : le dibotryoïde défini.**

Le type J. furcata (fig. 27 *b* et pl. 3, fig. 2) : l'inflorescence fondamentale est un épi latéral pauciflore (SELL, 1968 *a*). L'axe principal est coiffé par un tel épi (= Ip) sous lequel se situe une série plus ou moins fournie d'épis latéraux, correspondant aux ir terminant les pr de la région supérieure. Ces pr n'ont pas de base végétative. Cet ensemble homogène d'ir coiffé par l'Ip constitue donc une grappe définie d'épis ou *botryoïde défini*. Sous celui-ci se développent des pr à base végétative plus ou moins importante, terminées à leur tour par un dibotryoïde défini. Une *disjonction morphologique* apparaît ainsi le long de l'axe principal, entre les pr supérieures réduites à leur seule inflorescence terminale (pr courtes homogènes) et les pr inférieures à structure normale correspondant à des répétitions morphogénétiques de l'axe principal (pr longues hétérogènes). Le dimorphisme foliaire, de part et d'autre de cette disjonction, accentue le caractère discriminant de celle-ci.

Quelques autres exemples de ce type peuvent être cités dans le genre *Justicia : J. ciliata* (= *Monechma ciliatum*), *J. intercepta, J. ovata.*

d) **La troncature du dibotryoïde défini : le dibotryoïde indéfini.**

Le type J. flava (fig. 27 *c* et pl. 3, fig. 3) : l'axe principal se termine par un épi très compact nettement individualisé par rapport à la base

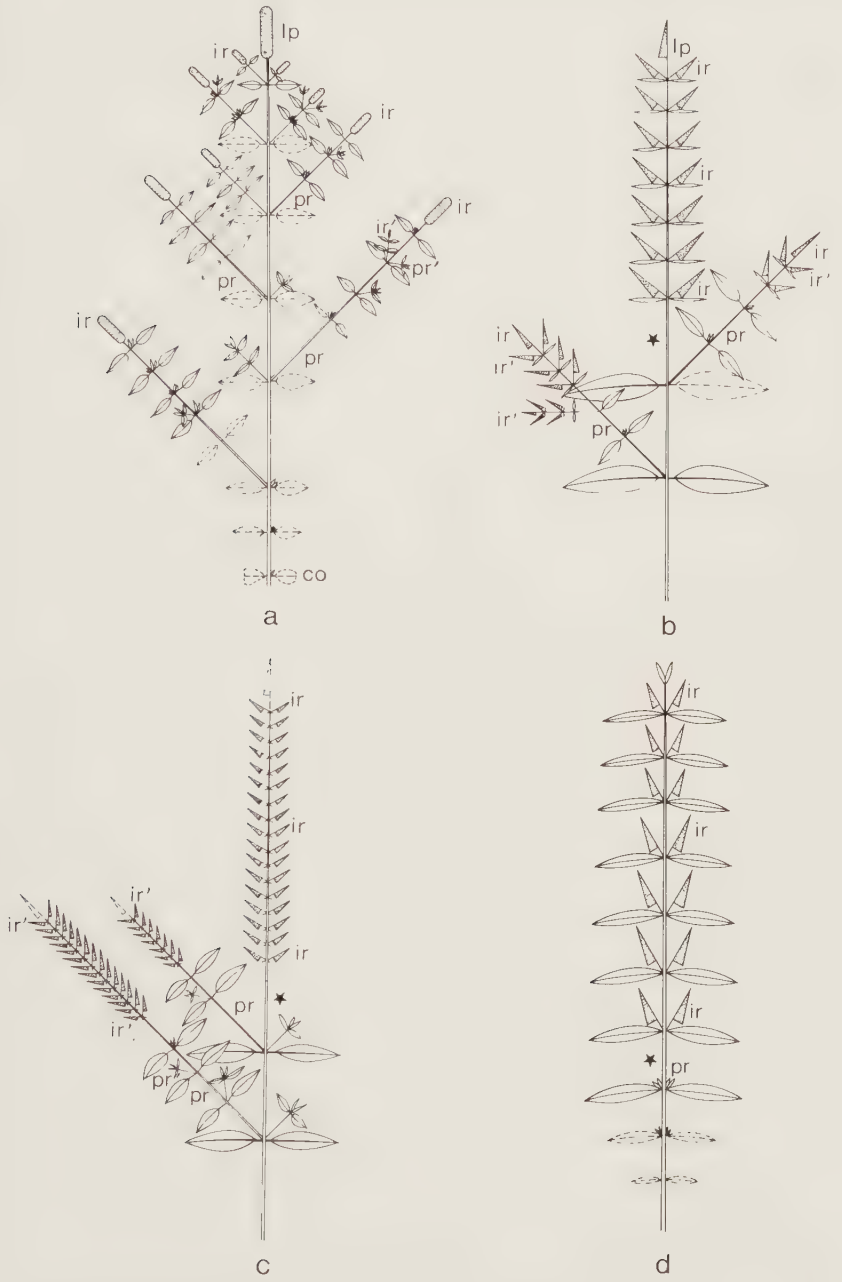


Fig. 27. — Le genre *Justicia*.
a) J. simplex; b) J. furcata; c) J. flava; d) J. debilis.

végétative. Cet épi terminal est composé par un ensemble d'épis unilatéraux pauciflores, tels que nous les connaissons chez *J. furcata*. Il s'agit donc d'un épi d'épis, c'est-à-dire d'un *dibotryoïde*. A la dif-

férence du type précédent, l'axe principal de ce dibotryoïde n'est jamais coiffé par un épi simple : il est donc *indéfini*. Tout se passe comme si la « tête », c'est-à-dire l'Ip, manquait à la région florale supérieure, d'où le terme « d'inflorescence tronquée », par référence au dibotryoïde défini.

De tels dibotryoïdes indéfinis d'aspect spiciforme s'observent aussi chez *J. palustris* (= *Tyloglossa palustris*).

Le type J. debilis (fig. 27 *d* et pl. 3, fig. 4) : deux traits importants le distinguent de l'exemple précédent :

— l'extrémité de l'axe principal continue à produire des feuilles normales; celles-ci axillent des épis simples; cet ensemble constitue donc un épi double terminal qui prend l'allure d'un monopode d'épis;

— l'apex de ce dibotryoïde ne devient pas labile, mais prolifère sans cesse, attribuant au dibotryoïde indéfini un aspect indéfiniment végétatif.

Le type *J. debilis* s'observe beaucoup plus fréquemment que celui de *J. flava*. On le retrouve chez des espèces saisonnières, telles que *J. haplostachya* (fig. 28), *J. pedunculosa*, *J. tenella* (= *Anisostachya tenella*), où l'essentiel de la floraison est représenté par le dibotryoïde indéfini qui s'installe dès les premiers nœuds de l'axe principal, limitant ainsi le nombre de pr à l'aisselle des paires de feuilles tout à fait inférieures. On l'observe encore chez des espèces buissonnantes comme *J. adhatoda* (= *Adhatoda vasica*) (fig. 44) ou *Gendarussa capensis* (= *Adhatoda capensis*).

2° *Quelques autres exemples d'espèces à dibotryoïde indéfini.*

a) Jacobinia.

L'axe principal de *J. suberecta* (Sell, 1968 *a*) est coiffé par un épi simple pauciflore et unilatéral. Sous cette Ip se développent des pr portant des épis terminaux correspondant à des ir.

L'inflorescence spiciforme de *J. carnea* (Sell, 1964) (fig. 29) est un *dibotryoïde défini*, auquel s'intègrent à la base quelques épis composés. L'extrémité de chaque rameau de l'espèce buissonnante *J. pauciflora* est occupée par une série d'épis axillaires pauciflores et unilatéraux (fig. 30); l'axe croît indéfiniment sans produire d'épi terminal. L'inflorescence fondamentale se révèle donc comme étant un *dibotryoïde indéfini* du type *J. debilis*. La *troncature* affecte ainsi ce genre.

b) Beloperone.

Les rameaux de *B. guttata* se terminent toujours par un épi. La troncature touche par contre *B. oblongata* (fig. 31), dont les extrémités florifères correspondent à des dibotryoïdes indéfinis du type *J. debilis*.

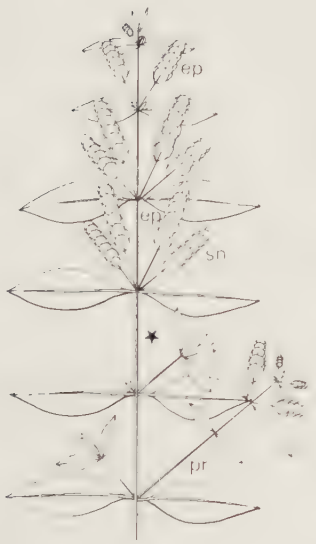


FIG. 28. — *Justicia haplostachya:* * : disjonction morphologique.

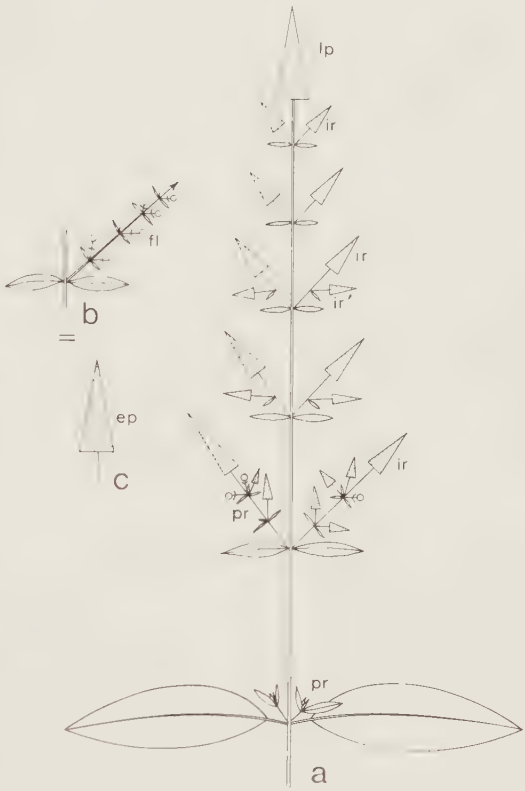


FIG. 29. — *Jacobinia carnea.*

a) extrémité florifère d'un rameau; *b)* schéma d'un épi latéral (ir); *c)* cet épi tel qu'il est représenté en *a*.

FIG. 29.

FIG. 30. — *Jacobinia pauciflora.*

a) un rameau; *b)* un épi pauciflore; *b')* sa représentation schématique; *c)* détail de la partie marquée par une flèche en *b*; cal : calice; co : corolle; ap : apex; f et f' : feuilles; bfl : bouton floral; fl : fleur.

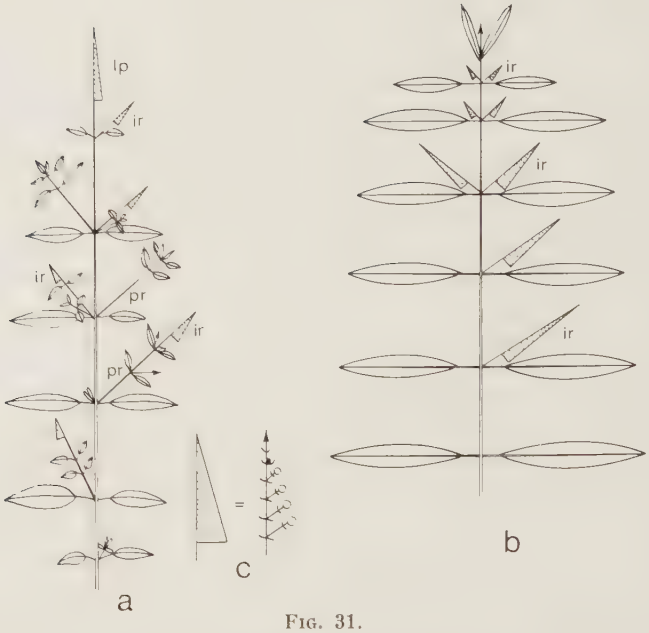


Fig. 31.
a) Beloperone guttata avec des épis unilatéraux terminaux;
b) Beloperone oblongata;
c) représentation schématique d'un épi unilatéral.

c) Hypoestes.

L'inflorescence fondamentale de toutes les espèces de ce genre est un épi unilatéral pauciflore, semblable à celui d'*H. phyllostachya* décrit par ailleurs (Sell, 1968 *a*) et d'*H. paniculata* (fig. 32 *c*). Il advient qu'une feuille axille un seul de ces épis, mais très souvent l'aisselle des feuilles est pourvue d'un ensemble plus ou moins complexe de ceux-ci, comme le montre l'exemple courant d'*H. paniculata* (fig. 32 *a*). Les seuls cas de *dibotryoïdes définis* observés sont ceux d'*H. adoënsis* (fig. 33 *a*) et d'*H. acuminata*. Le *dibotryoïde indéfini* est le plus fréquent [ex. : *H. glandulosa* (fig. 33 *b*) et exemples décrits plus loin].

Le dimorphisme foliaire très prononcé au niveau de la disjonction morphologique accentue son individualisation.

d) Thunbergia.

Ce genre contient essentiellement des plantes lianescentes et volubiles. La forme buissonnante y est également représentée (*Th. erecta*). Les épis unilatéraux, conditionnés par l'anisocladie, ont déjà été étudiés (Sell, 1968 *b*), mais leur position sur les différents rameaux n'a pas été précisée. L'extrémité des rameaux de *Th. laurifolia* est en général occupée par un vaste dibotryoïde indéfini; les fleurs axillaires solitaires terminant cette inflorescence correspondent, en fait, à des

FIG. 32. — *Hypoestes paniculata.*

a) l'ensemble floral d'une aisselle foliaire; *b)* une partie de cet ensemble; *c)* l'extrémité de l'inflorescence figurée en *b; d)* diagramme de l'inflorescence figurée en *b; e)* représentation schématique de cette inflorescence; B et b : bractées; α et β : préfeuilles; fl : fleur épanouie ; 2 et 3 : autres fleurs.

épis uniflores. Certains rameaux prolifèrent au-delà des inflorescences latérales en produisant un axe grêle, dont l'apex finalement expire.

Le dibotryoïde indéfini se retrouve chez les espèces volubiles. Les épis axillaires de *Th. togœnsis* et de *Th. vogeliana* sont en général constitués de nombreuses fleurs, bien que des épis pauciflores (4-6 fleurs) puissent parfois apparaître. L'épi axillaire comprend très rarement 2-3 fleurs chez *Th. chrysops* et devient le plus souvent uniflore. L'épi à une fleur est de rigueur chez *Th. erecta,* espèce buissonnante chez laquelle l'anisocladie perturbe fortement la structure du dibotryoïde (SELL, 1968 *b*).

De toute évidence, la troncature favorise la forme volubile; mais

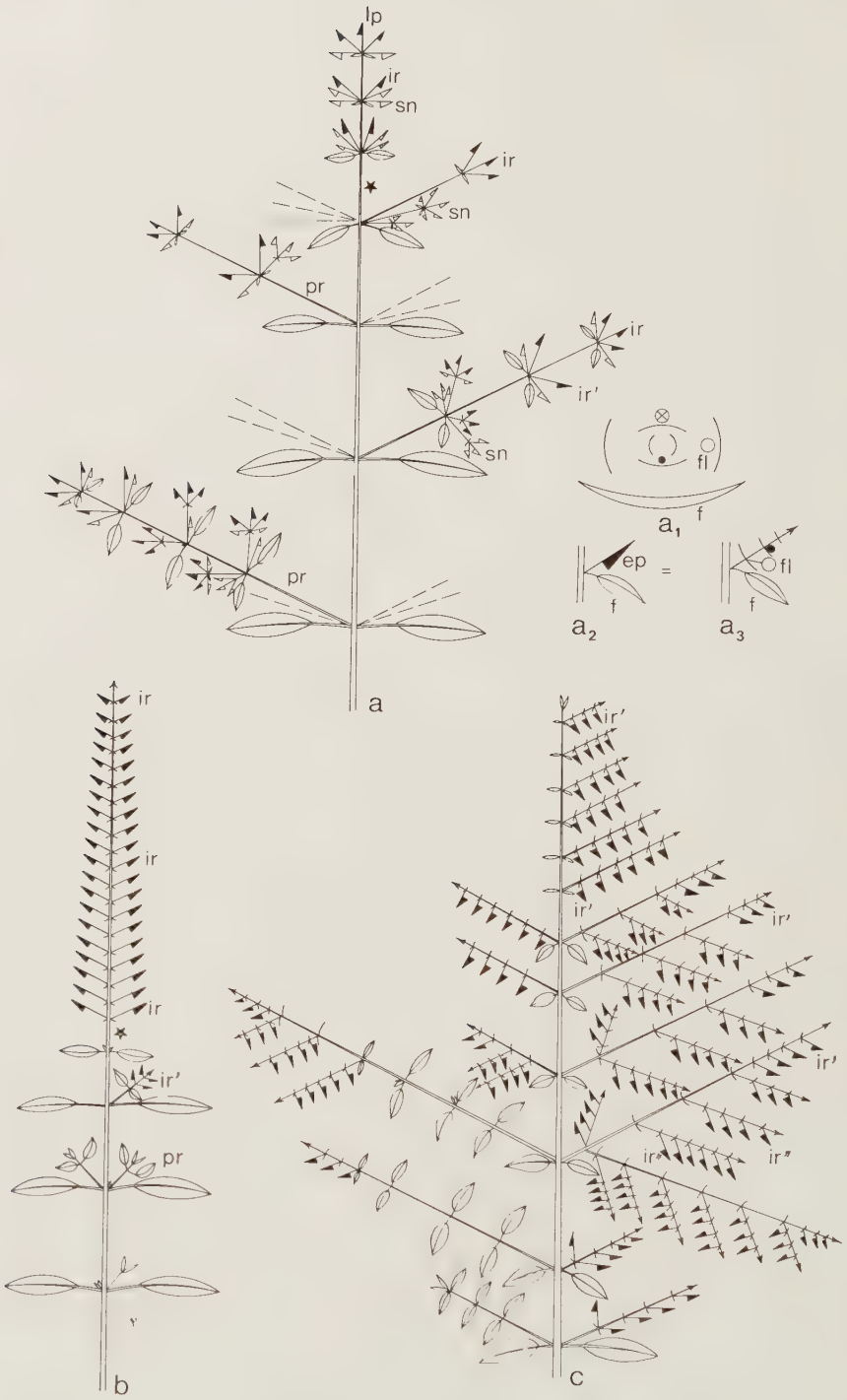


FIG. 33. — Le genre *Hypoestes*.

a) H. adoensis; b) H. glandulosa; c) H. paniculata;
a_2 et a_3) schéma d'un épi unilatéral pauciflore; * : disjonction morphologique.

il apparaît nettement qu'elle ne joue pas un rôle primordial chez les lianes ligneuses. La prolifération des rameaux au-delà des épis axillaires constituant le dibotryoïde indéfini, n'est en effet jamais assez importante. La forme lianescente de *Th. laurifolia* est avant tout le résultat de la croissance en longueur très importante de la base végétative des différents rameaux à structure finalement sympodiale.

3° Un autre type d'inflorescence tronquée : le tribotryoïde indéfini.

Le type Hypoestes paniculata (fig. 33 *c*) : l'extrémité de l'axe principal qui expire sans produire d'épi simple terminal ne parvient plus à produire d'épis simples latéraux qui constitueraient le dibotryoïde indéfini évoqué ci-dessus. Elle se termine, après que l'apex ait produit latéralement des ensembles racémeux très complexes, par un épi double d'épis unilatéraux uniflores, autrement dit par un *tribotryoïde indéfini*. Seule une troncature du dibotryoïde peut expliquer ce type d'inflorescence.

C. — LES INFLORESCENCES COMPLEXES

Elles sont surtout conditionnées par la tendance générale à la réduction, à leurs seules inflorescences, des pr supérieures. Leur complexité est accentuée par le phénomène de l'anisocladie. Celui de la troncature peut intervenir.

Parmi les Acanthacées, on relève deux catégories d'inflorescences complexes, sans qu'il soit réellement possible de trouver une limite nette entre elles.

1° Les inflorescences anisosectoriales.

a) L'exemple du genre Hypoestes.

Au-dessus de la dernière paire de feuilles bien développées de l'axe principal d'*H. tæniata* (fig. 34 *c*), apparaît une inflorescence constituée par un ensemble plus ou moins complexe d'épis pauciflores unilatéraux. On note d'abord que le sommet de cette inflorescence correspond à un *dibotryoïde indéfini* du type *H. glandulosa* décrit précédemment, duquel il diffère cependant par son unilatéralité. Il s'agit donc d'une inflorescence tronquée. La développée de l'axe inflorescentiel (fig. 34 *c'*) révèle la présence de deux orthostiques adjacentes portant uniquement des *épis simples*. Les deux autres orthostiques portent soit des *épis doubles*, c'est-à-dire des dibotryoïdes, soit des *épis triples*, c'est-à-dire

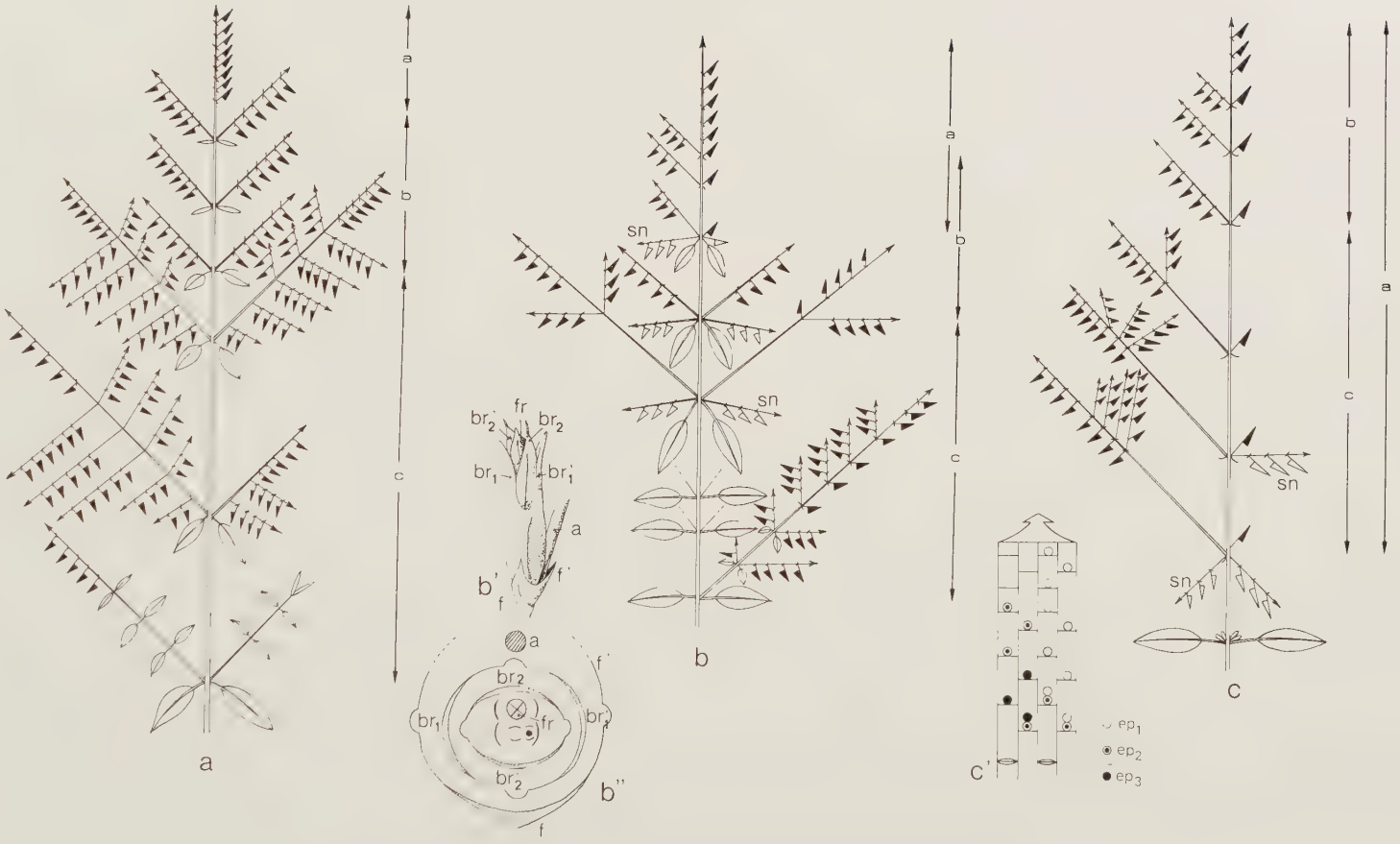


FIG. 34. — Les inflorescences anisosectoriales dans le genre *Hypoestes*,
a) H. annua; b) H. forshalii; b') et b") un épi pauciflore et son diagramme;
c) H. taeniata; c') développée de l'axe principal d'H. taeniata; br : bractée; fr : fruti; a : axe; f et f' : feuille.

des tribotryoïdes. L'axe inflorescentiel principal comporte donc nettement *deux secteurs à productions latérales d'inégale valeur,* d'où le terme d'inflorescence anisosectoriale.

Ces inflorescences sont très fréquentes dans le genre *Hypoestes.* L'anisocladie, qui a déjà touché l'inflorescence fondamentale qu'est l'épi simple, y touche aussi les axes inflorescentiels d'ordre moins élevé. L'interprétation de ces inflorescences anisosectoriales ne peut se faire qu'à partir du type fondamental représenté par *H. glandulosa* (fig. 33 *b*). L'exemple d'*H. annua* (fig. 34 *a*) n'en diffère que par la déficience d'un des deux secteurs de l'axe des dibotryoïdes coiffant le rameau principal ou les rameaux latéraux. On définit ainsi une région supérieure *a* représentant le *dibotryoïde indéfini* unilatéral, une région moyenne *b* correspondant à une grappe de dibotryoïdes semblables au précédent et une région inférieure *c* reproduisant l'ensemble (*a* + *b*). Chez *H. forskalii* (fig. 34 *b*) ou d'autres espèces à structure identique (*H. phyllostachya, H. malaccensis,* etc.), un des secteurs de l'axe de la région moyenne *b* envahit le secteur déficient de l'axe de la région supérieure *a.* Cette *transgression* dans la région *a* est plus importante encore dans le cas d'*H. tæniata* (fig. 34 *c*) où les régions *b* et *c* tout entières occupent le secteur déficient de la région *a.*

b) Cas de Ruellia rosea et de Crossandra nilotica.

Les inflorescences anisosectoriales ainsi définies et en s'appuyant sur la notion de troncature, la structure analogue de ces deux espèces correspond en fait à deux types différents :

— *R. rosea* (fig. 35 *b*) : les cymes axillaires, opposées à chaque nœud à des pr, constituent un *thyrse* (ou *monobotryoïde*) unilatéral avec *transgression végétative* sur le secteur déficient par anisocladie. Le cas de thyrses normaux pouvant éventuellement apparaître au sommet de l'axe principal de *R. tweediana* (fig. 35 *a*) confirme cette hypothèse.

— *C. nilotica* (fig. 36 *b*) : il s'agit d'un *dibotryoïde indéfini anisoclade* comparable à celui de *J. pedunculosa* par exemple (fig. 36 *a*), donc cette fois d'une inflorescence tronquée (*C. pungens, C. flava* et *C. guineensis,* par exemple, montrent un épi terminal). Là encore, le végétatif occupe tardivement le secteur non favorisé.

c) L'exemple des espèces de la section Leptostachya (genre Justicia).

Cette section du genre *Justicia* se caractérise par des inflorescences en épis abondamment ramifiés et le plus souvent unilatéraux (Sell, 1968 *a*). Le même type d'inflorescence se retrouve dans une partie de la section *Dianthera*; la synonymie générique interfère d'ailleurs souvent entre les espèces de ces deux sections.

L'axe principal de *J. pectoralis* (fig. 37 *a*) est coiffé par un *dibotryoïde défini.* Sous les épis simples latéraux de ce dibotryoïde ter-

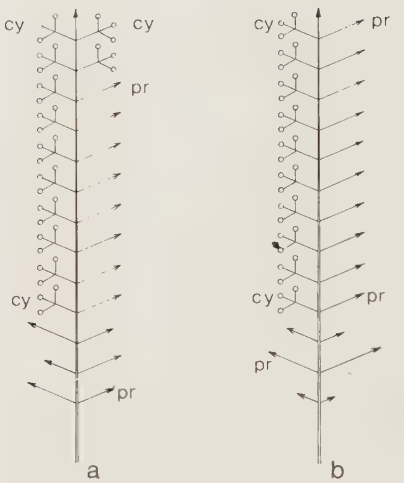


Fig. 35.

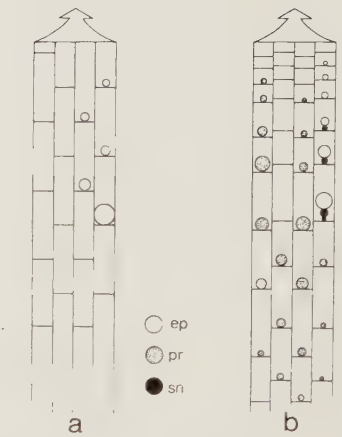


Fig. 36.

Fig. 35. — Les inflorescences anisosectoriales dans le genre *Ruellia*. *a) R. tweediana; b) R. rosea.*

Fig. 36. — Inflorescences anisosectoriales. *a) Justicia pedunculosa; b) Crossandra nilotica.* Développées d'axes principaux.

Fig. 37. — Inflorescences anisosectoriales dans le genre *Justicia* (section *Leptostachya*). *a) J. pectoralis; b) J. comata; c)* schéma d'un épi unilatéral tel qu'il est figuré en *a* et *b*.

minal (région *a*) apparaissent très rapidement des épis composés d'abord sans base végétative (région *b*), puis à base végétative (région *c*) sur lesquels nous aurons à revenir dans le paragraphe suivant.

Le dibotryoïde défini terminal n'apparaît plus à l'état pur chez *J. comata* (fig. 37 *b*). La région moyenne *b* transgresse en effet complètement sur un secteur de la région *a*. L'inflorescence terminale complexe de *J. comata* correspond donc à une *inflorescence anisosectoriale*. Ce type d'inflorescence est très courant dans la section *Leptostachya*.

2° *Les inflorescences à dibotryoïdes définis uninodaux : un deuxième type de tribotryoïde.*

Ces inflorescences sont le résultat de la tendance à la purification des pr de l'extrémité des rameaux, déjà observée dans le cas du dibotryoïde. Il en résulte la présence d'une importante inflorescence terminale, qui surmonte la base végétative du rameau dont elle se distingue très nettement. Parallèlement à cette purification des pr supérieures, on retrouve leur homogénéisation, de telle sorte que toutes les productions inflorescentielles latérales supérieures deviennent identiques entre elles. Dans le cas du dibotryoïde, ces dernières correspondaient à un épi simple; dans les exemples examinés ci-après, elles sont des épis composés de nature spéciale et leur ensemble constitue alors des inflorescences complexes, dont le deuxième type de *tribotryoïde*, différent du type *Hypoestes paniculata* décrit plus haut, se présente comme un cas particulier.

a) Les productions latérales de l'axe principal de Leptostachya martiana.

Cet axe principal est coiffé par un épi qui correspond à l'Ip; toutes les productions latérales sont donc des pr portant des ir d'ordre divers. On observe du bas vers le sommet :

— des pr à base végétative, donc à structure typique (fig. 38 *a*);

puis une série de pr réduites à leur inflorescence :

— des grappes définies d'épis plus ou moins composés (38 *b-c*);

— une série d'inflorescences ramifiées à partir d'un seul nœud (fig. 38 *d-g*);

— quelques épis simples (fig. 38 *h*).

On assiste donc, au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'épi terminal, à la réduction des dibotryoïdes définis latéraux; ces dibotryoïdes, d'abord étendus sur plusieurs nœuds (fig. 38 *a*), se réduisent à deux nœuds (fig. 38 *b-c*), puis à un seul nœud (fig. 38 *d-g*). On est, dans ces derniers cas, en présence de *dibotryoïdes définis uninodaux*, de telle sorte que toute l'inflorescence qui termine l'axe principal de *L. martiana* correspond à un *tribotryoïde défini*.

Ces nouvelles notions ainsi présentées faciliteront l'interprétation

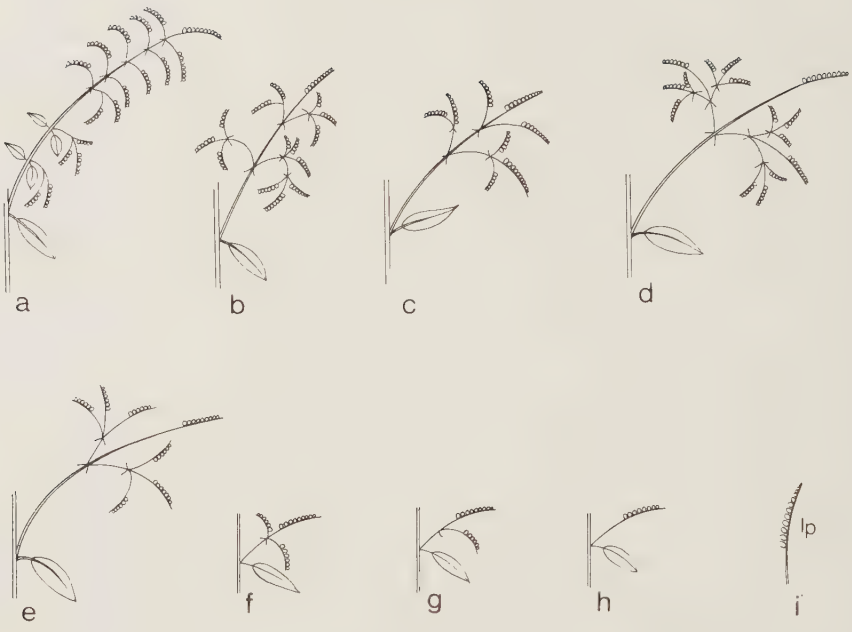


Fig. 38. — Les productions latérales de l'axe principal de *Leptostachya martiana* (voir texte).

des inflorescences de certaines espèces des genres *Strobilanthes, Peristrophe, Rhinacanthus* et surtout de celles des *Dicliptera* et de certains *Justicia.*

b) ***Du tribotryoïde défini au tribotryoïde indéfini.***

1. *Strobilanthes :* sous le dibotryoïde défini de *St. imbricata* (voir fig. 16 dans Sell, 1964) fleurissent une série de pr reproduisant avec plus ou moins de complexité l'axe principal. Les rameaux très florifères de *St. isophylla,* dont l'inflorescence fondamentale est un épi unilatéral pauciflore, se termine par un tribotryoïde défini.

2. *Peristrophe :* l'axe principal de *P. salicifolia* (fig. 23 et p. 253) est coiffé par un épi unilatéral pauciflore qui est également l'inflorescence de base des deux espèces suivantes. Directement sous cet épi terminal se situent 2 épis latéraux; ces 3 épis constituent un ensemble floral correspondant à un dibotryoïde défini uninodal qui se répète plus bas sur les côtés. L'extrémité d'un rameau florifère est donc un tribotryoïde défini. Ce dernier se retrouve parfois chez *P. bicalyculata* (fig. 43 *e*), espèce où l'épi terminal est cependant le plus souvent absent : la troncature donne ainsi un tribotryoïde indéfini. Le sommet de *P. speciosa* (fig. 39) est par contre occupé par un dibotryoïde indéfini sous lequel apparaissent latéralement des dibotryoïdes définis uninodaux.

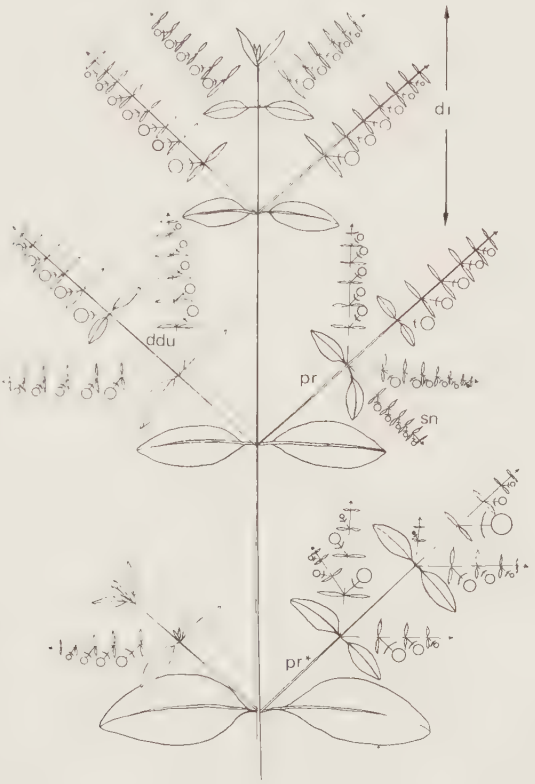


FIG. 39.
Peristrophe speciosa.
di : dibotryoïde indéfini; ddu : dibotryoïde défini uninodal ; pr : pousse de renfort de la photographie n° 3, planche 4.

FIG. 40.

Ce genre présente donc deux tendances : l'une au *dibotryoïde indéfini* terminal *(P. speciosa)* et l'autre au *tribotryoïde défini* terminal *(P. salicifolia)* qui par troncature engendre le *tribotryoïde indéfini (P. bicalyculata)*. Cette seconde tendance est toutefois déjà annoncée par la première.

c) Le tribotryoïde indéfini à dibotryoïdes définis uninodaux.

1. *Rhinacanthus virens* (fig. 40) : l'inflorescence fondamentale est encore l'épi pauciflore unilatéral. On dis-

tingue nettement deux régions le long d'un rameau, dont l'apex demeure végétatif :

— une région supérieure dont les formations latérales sont des dibotryoïdes définis uninodaux et qui correspond donc à un tribotryoïde indéfini;

Fig. 41. — *Dicliptera maculata.*
* : disjonction morphologique.

— une région inférieure portant des pr à structure classique imitant celle de l'axe-mère (tribotryoïdes indéfinis terminaux et parfois pr').

La disjonction morphologique le long de cet axe est donc bien en évidence.

On remarque que les dibotryoïdes définis uninodaux sont tous constitués de trois épis; chacun de ces dibotryoïdes correspond ainsi à un ensemble de trois inflorescences fondamentales spécifiques, autrement dit à une *triade*.

2. *Dicliptera :* l'épi uniflore unilatéral (fig. 25) constitue l'inflorescence de base de *D. maculata,* de *D. resupinata* et de nombreuses autres espèces étudiées. La structure est tout à fait identique chez les deux espèces citées : l'axe-mère se termine par un vaste tribotryoïde indéfini (fig. 41) formé de dibotryoïdes définis uninodaux correspondant à des triades, sous lequel se développent des pr dont la particularité, à l'inverse de *Rhinacanthus virens,* est de présenter un épi terminal, c'est-à-dire de ne pas avoir subi la troncature comme l'axe-mère.

3. *Justicia :* ce genre, dans lequel on connaît déjà le dibotryoïde défini et le dibotryoïde indéfini, contient quelques espèces dont l'extrémité des rameaux indéfinis est occupée par un ensemble de dibotryoïdes définis uninodaux : *J. heterocarpa* (fig. 42), *J. neglecta, J. lithospermifolia.*

Fig. 42. — *Justicia heterocarpa.*
* : disjonction morphologique.

D. — LE SENS DE FLORAISON AU SEIN DES INFLORESCENCES DÉRIVÉES

On a vu que le long d'un axe principal et sous l'Ip à floraison précoce, les ir de premier ordre s'épanouissent dans le sens descendant. Cette floraison descendante est fondamentale. Chez beaucoup d'espèces à structure normale, un nombre plus ou moins élevé d'ir situées directement sous l'Ip primiflore peuvent s'épanouir du bas vers le haut [exemples : *Justicia simplex* (fig. 13) et *J. rostrata*]. Sous ces ir à floraison montante, l'épanouissement floral des autres ir est descendant. Maresquelle (1965) désigne par « racémisation » cette inversion de floraison.

Sur les espèces à *dibotryoïde défini,* les ir qui constituent cette inflorescence terminale sont *toujours racémisées.* L'Ip demeure primiflore. Elle peut s'épanouir avant toutes les ir constituant le dibotryoïde [ex. : *Rostellularia mutica* (fig. 43 *a-b*), *Leptostachya pectoralis* (fig. 43 *c*)] ou accuser un certain retard de floraison par rapport aux ir inférieures du dibotryoïde, mais non par rapport aux ir supérieures [ex. : *Lankesteria elegans* (fig. 44 *b*)].

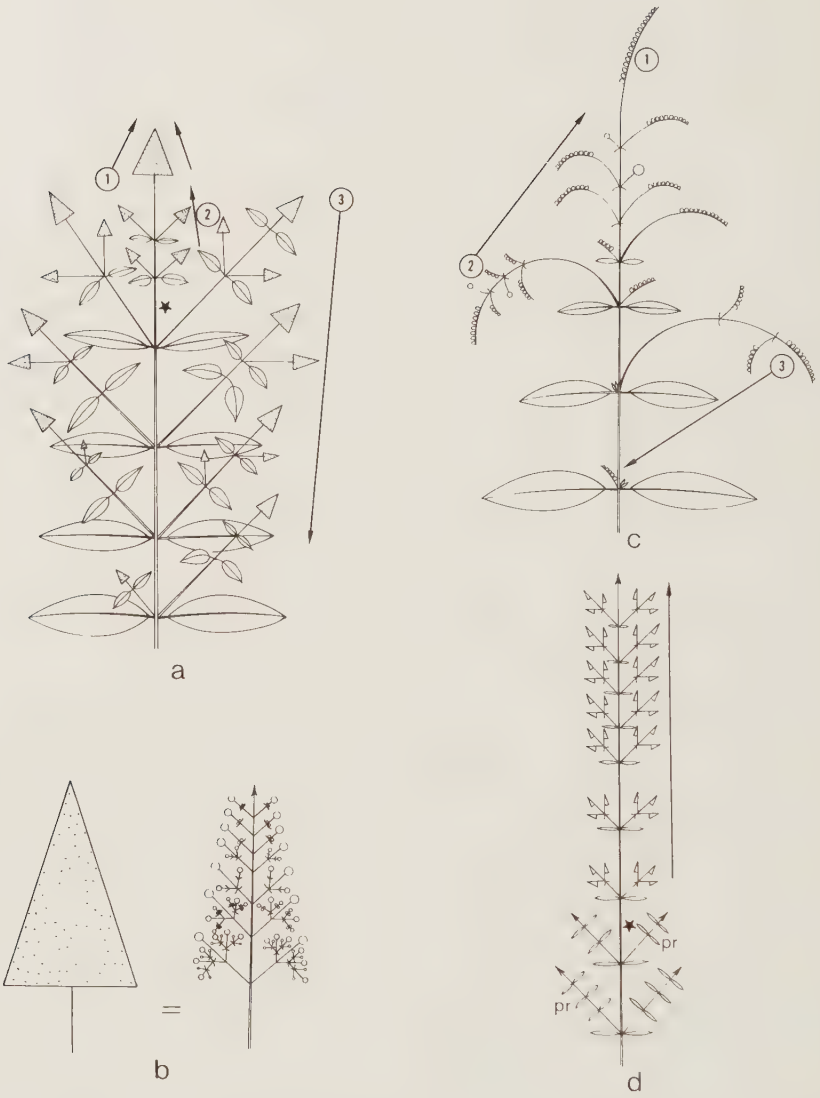


Fig. 43. — Le sens de floraison au sein des inflorescences dérivées.
a-b) Rostellularia mutica; c) Leptostachya pectoralis; d) Justicia lithospermifolia; e) Peristrophe bicalyculata. Les flèches et les chiffres indiquent le sens de floraison; * : disjonction morphologique.

La racémisation des ir est évidemment conservée dans le *dibotryoïde indéfini*. La floraison des pr situées sous cette inflorescence peut être basipète [ex. : *Adhatoda vasica* (fig. 44 *a*)]. Très souvent cependant, la racémisation s'étend au-delà de la disjonction morphologique, sur un nombre plus ou moins élevé de pr hétérogènes. La floraison des-

cendante fondamentale se retrouve toujours sur les pr les plus inférieures (ex. : *Tyloglossa palustris*, nombreux *Hypoestes*).

La floraison montante est également de règle dans les ir des deux types de *tribotryoïdes (Justicia lithospermifolia)* (fig. 43 *d*). Là encore elle peut toucher les pr hétérogènes situées sous l'inflorescence terminale racémisée [ex. : *Peristrophe bicalyculata* (fig. 43 *e*), *Rhinacanthus virens*].

On constate donc que *la racémisation précède ou accompagne toujours* l'homogénéisation par purification des ir supérieures. Elle n'est jamais postérieure à celle-ci. Quand elle s'instaure sur des espèces à monobotryoïde terminal, elle prépare le dibotryoïde, comme elle semble annoncer le tribotryoïde quand elle apparaît sur les pr hétérogènes situées sous la disjonction morphologique.

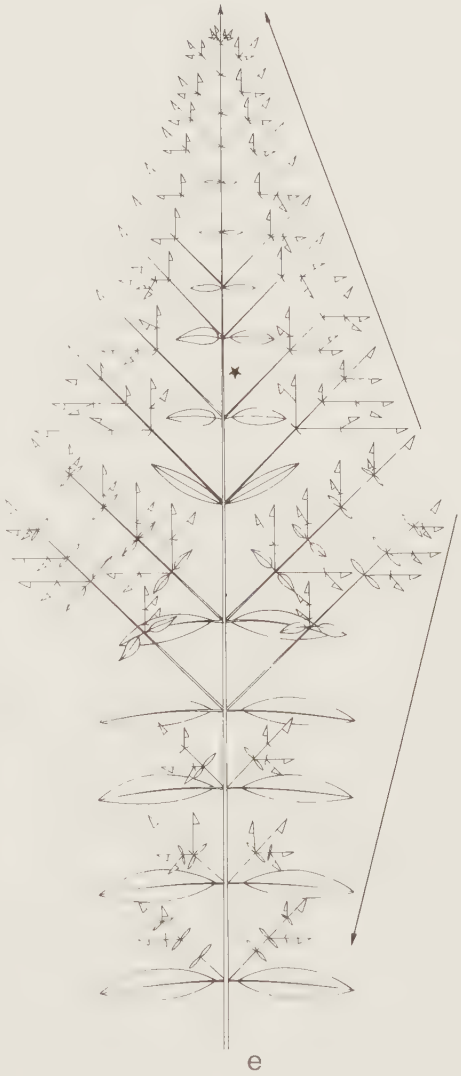


Fig. 43 *(suite)*.

En résumé. les Acanthacées présentent un nombre important d'espèces dont les inflorescences sont indubitablement dérivées du type fondamental défini dans le chapitre précédent.

On notera d'abord que l'épi simple fondamental subit très fréquemment les phénomènes de l'anisocladie et de l'anisophyllie et devient un épi unilatéral; on relèvera avant tout que toutes les inflorescences dérivées, quelle que soit la complexité de leur architecture, sont constituées de tels épis unilatéraux et, qui plus est, deviennent toujours des épis pauciflores.

Parmi les inflorescences dérivées, les *inflorescences tronquées* sont les plus remarquables. Pour les interpréter, il faut revenir au type à structure fondamentale (type *Justicia simplex*). La réduction des pousses de renfort supérieures à leur seule inflorescence terminale

(homogénéisation par purification) donne naissance au *dibotryoïde défini* (type *Justicia furcata*). La *troncature* (disparition de l'épi terminal) de ce dernier mène au *dibotryoïde indéfini* pour lequel deux types très différents dans leur aspect ont été décrits : l'un purement floral à structure spiciforme (type *Justicia flava*), l'autre indéfiniment végétatif par prolifération (type *Justicia debilis*). La troncature de l'ensemble du dibotryoïde terminal crée un premier type de *tribotryoïde* : le tribotryoïde à dibotryoïdes indéfinis plurinodaux (type *Hypoestes paniculata*).

Les phénomènes de l'anisocladie et de l'anisophyllie, ainsi que la troncature, interviennent le plus souvent dans les *inflorescences*

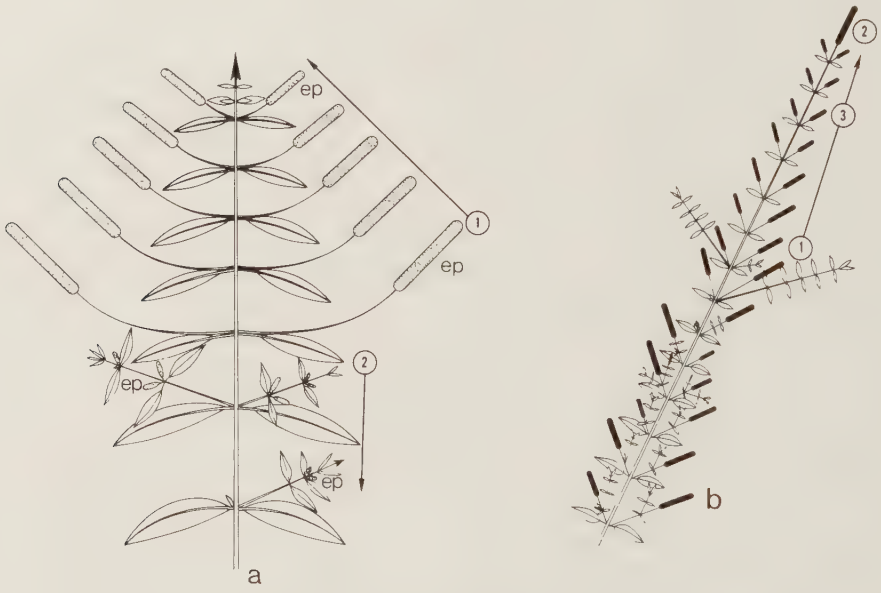


Fig. 44. — Le sens de floraison au sein des inflorescences dérivées.
a) Adhatoda vasica; b) Lankesteria elegans.
Les flèches et les chiffres indiquent le sens de floraison; ep : épi.

plus complexes. C'est ainsi que les inflorescences *anisosectoriales* sont caractéristiques du genre *Hypoestes* et des espèces de la section *Leptostachya* du genre *Justicia*. Un deuxième type de tribotryoïde peut être décrit : le tribotryoïde à dibotryoïdes définis uninodaux. Celui-ci, qui peut être tronqué (type *Dicliptera*) ou non (type *Peristrophe salicifolia*), est le résultat de la réduction progressive des pousses de renfort supérieures, réduction différente de celle qui engendre le dibotryoïde du type *J. furcata*, par le fait qu'elle conserve les productions florales du dernier nœud de chaque pousse de renfort.

Un caractère essentiel et permanent de ces inflorescences dérivées

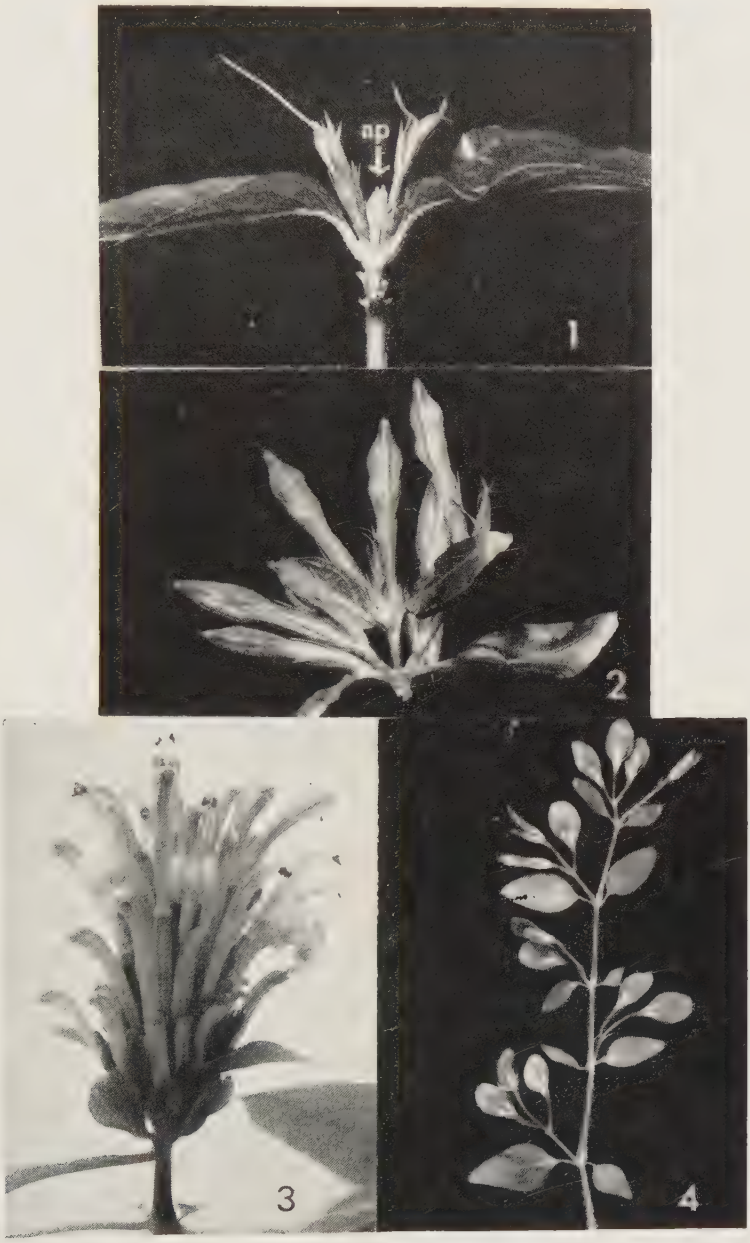


Planche 2

1. *Rhinacanthus virens :* Extrémité de l'axe principal; ap : apex.
2. *Rhinacanthus virens :* Pousse de renfort de la région supérieure en fruits.
3. *Jacobinia carnea :* Une inflorescence terminale.
4. *Dicliptera maculata :* Une pousse de renfort.

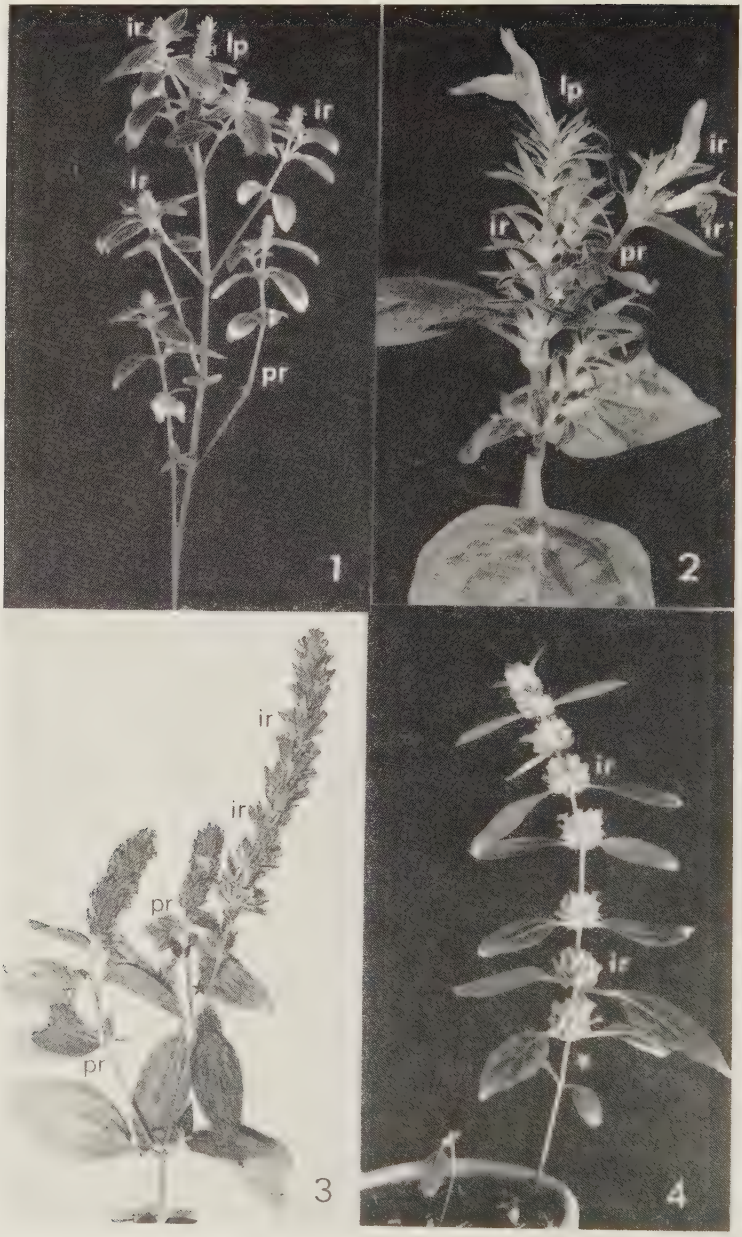


Planche 3

1. *Justicia simplex.* Ip : inflorescence principale; ir : inflorescence de renfort; pr : pousse de renfort.
2. *Justicia furcata.* Ip : inflorescence principale; ir : inflorescence de renfort de premier ordre; ir' : inflorescence de renfort de deuxième ordre; pr : pousse de renfort; * : disjonction morphologique.
3. *Justicia flava.* ir : inflorescence de renfort; pr : pousse de renfort; * : disjonction morphologique.
4. *Justicia debilis.* ir : inflorescence de renfort; * : disjonction morphologique.

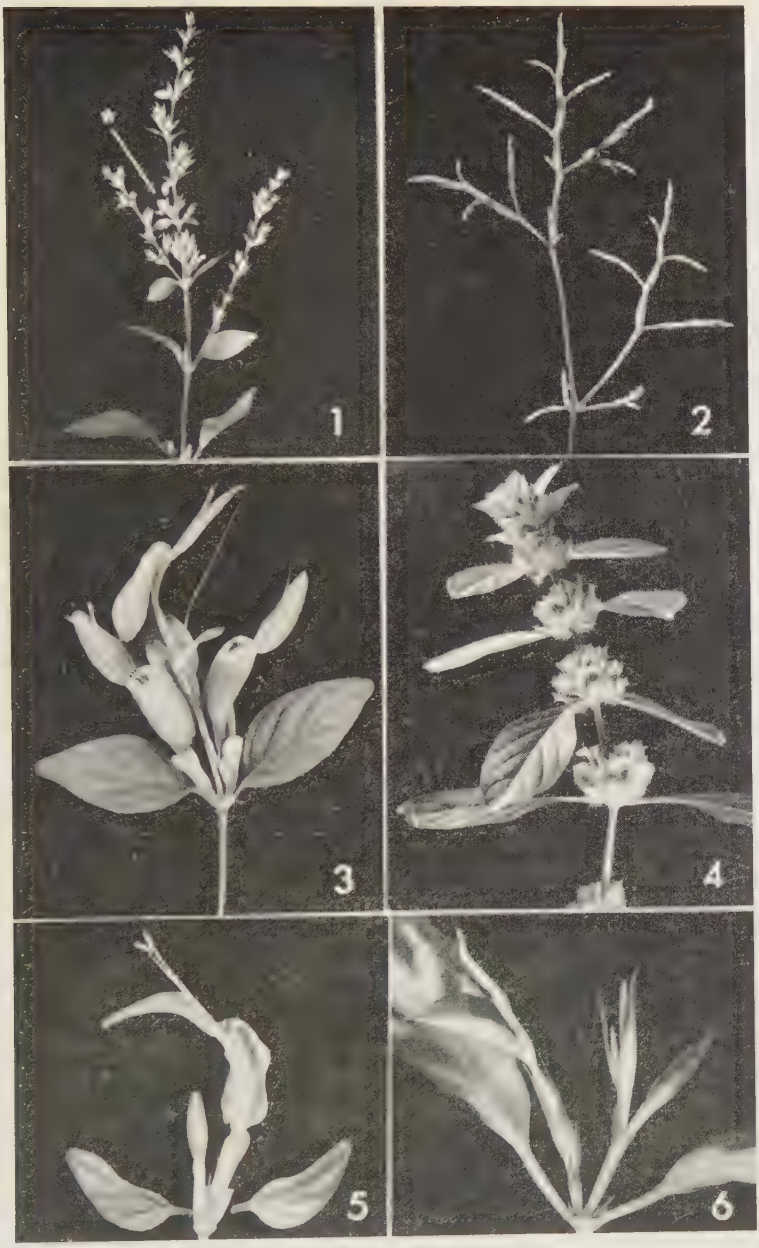


PLANCHE 4

1. *Hypoestes paniculata.* L'extrémité d'une plante; * : inflorescence axillaire représentée sur la figure 32 *a*.
2. *Hypoestes tæniata.* Extrémité florifère d'une plante.
3. *Peristrophe speciosa.* Une pousse de renfort.
4. *Justicia debilis.* Le sommet d'une plante.
5. *Peristrophe speciosa.* Une inflorescence de renfort.
6. *Peristrophe salicifolia.* L'extrémité d'une pousse de renfort.

est leur *racémisation*. Alors que la floraison des pousses de renfort hétérogènes des plantes à structure classique est fondamentalement descendante, celle des inflorescences de renfort correspondant à une série de pousses de renfort homogènes et constituant les dibotryoïdes est toujours montante. Cette inversion de floraison précède ou accompagne toujours la troncature. A la primiflorie de l'inflorescence principale dans le type normal, se substitue celle de l'ensemble du dibotryoïde ou du tribotryoïde terminal dans les types dérivés.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

L'analyse des inflorescences d'Acanthacées conduit à des aspects particuliers à cette famille, dont les inflorescences anisosectoriales et les tribotryoïdes sont les plus caractéristiques (voir p. 265). Mais cette analyse fait aussi ressortir des notions générales sur les inflorescences des Angiospermes.

I. — A PROPOS DES INFLORESCENCES EN GÉNÉRAL

A. — ***La floraison principale, une réalité physiologique.***

L'observation des *formes chétives* révèle qu'une plante, placée dans les conditions les plus défavorables, réalise avant tout sa floraison terminale. C'est ainsi que chez *Justicia simplex* (fig. 14), celle-ci apparaît sous la forme d'un petit épi terminal placé sur un axe principal très réduit. Chez *Sinapis arvensis*, *Raphanus raphanistrum*, *Capsella bursa-pastoris* et autres Crucifères, l'épi terminal solitaire devient pauciflore. Chez *Trifolium incarnatum* (voir Troll, 1964, p. 43), cet épi peut se réduire à la fleur unique. La fleur, qui constitue la floraison principale d'*Erythræa centaurium*, termine l'axe principal et demeure le seul élément floral sur les plantes chétives de cette espèce. Ces exemples, que l'on peut observer parmi beaucoup d'autres (voir aussi Troll, 1964), montrent que la floraison principale (fleur ou inflorescence) correspond à l'*ensemble minimal de floraison*. Quelles que soient les conditions, l'apex remplit en priorité sa fonction essentielle qui est celle de fournir des organes reproducteurs. Quand les conditions de croissance sont favorables, des rameaux latéraux peuvent se développer et fleurir à leur tour. Plus ces conditions sont propices, plus le nombre de ces rameaux latéraux est élevé. Ces pousses secondaires, qui se forment grâce à la présence d'une quantité d'éléments nutritifs laissée en disponibilité par l'apex prioritaire, sont donc le reflet d'une *vigueur* accrue de la plante.

La notion de « *renfort* » repose essentiellement sur ce fait physiologique. La *primiflorie* de la fleur ou de l'inflorescence principale par rapport à toutes les fleurs ou inflorescences que portent les *pousses*

de renfort n'est qu'une expression supplémentaire de la priorité du sommet sur les productions latérales. Cette priorité se manifeste encore par la *dominance apicale*. En effet, la fleur ou l'inflorescence principale est partie intégrante du sommet qui, aussi longtemps qu'il se trouve en activité, exerce une action inhibitrice sur le développement et la floraison des renforts, action appelée à disparaître soit par ablation, soit par floraison de ce sommet (Sell, 1967 *a*, 1967 *c*). Enfin, pousses de renfort et fleurs ou inflorescences de renfort sont des *répétitions morphogénétiques* fidèles de l'axe principal et de la floraison principale, autrement dit des réalisations renouvelées d'une même décision. La floraison principale ne correspond donc pas seulement à une individualité morphologique, mais aussi et surtout à une *réalité physiologique*.

B. — La racémisation à l'origine de la troncature.

La *racémisation* correspond à une inversion de la floraison primitivement descendante. Localisée vers le sommet de la plante, elle tend à rendre l'apex rebelle à la métamorphose florale pour autoriser

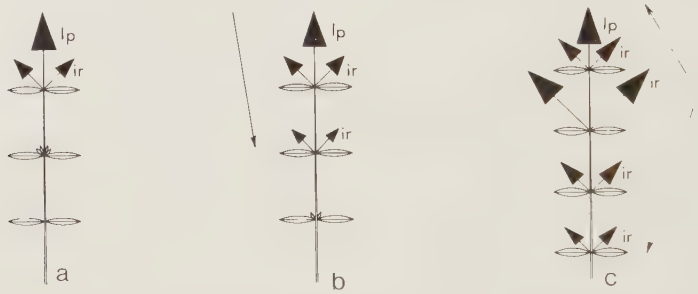


Fig. 45. — *Pseuderanthemum indicum* : sens de floraison.
a et *b)* floraison uniquement descendante sur des rameaux peu florifères;
c) racémisation sur un rameau très florifère.

la mise en place d'un nombre théoriquement illimité d'éléments floraux. Cette tendance est annoncée par l'épanouissement retardé de la fleur ou de l'inflorescence terminale dans le cas de nombreux monobotryoïdes définis (ex. : *Berberis vulgaris*, Campanules à fleur terminale faiblement développée tel que *C. rapunculoïdes*...) ou de certains dibotryoïdes définis [ex. : *Pseuderanthemum reticulatum* et *Ps. indicum* (fig. 45)], dont les structures inflorescentielles sont du type « *Ps. atropurpureum* » illustré par la figure 4 *a*. Cet épanouissement est certes encore précoce par rapport aux fleurs ou inflorescences les plus proches, mais non plus par rapport à celles situées plus bas.

Lorsque cette tendance s'accentue, l'inflorescence terminale devient pauciflore [*Ps. reticulatum* (fig. 46)] et fleurit tardivement. La « vires-

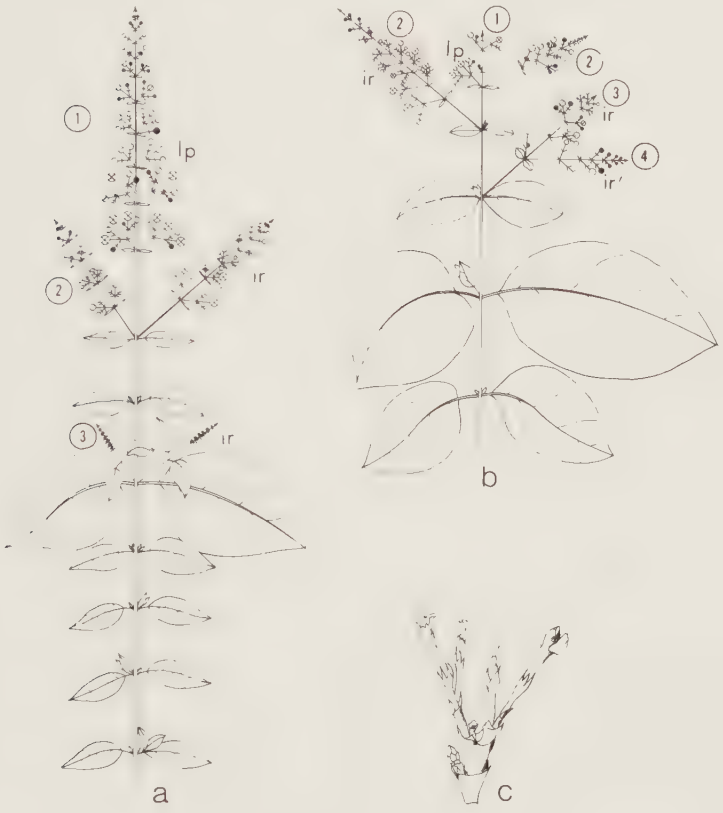


Fig. 46. — *Pseuderanthemum reticulatum.*
a) extrémité normale d'un rameau ; *b)* extrémité d'un rameau à inflorescence principale (Ip) réduite ; *c)* apex de ce dernier rameau. Les chiffres encerclés indiquent l'ordre de floraison.

cence » du sommet conduirait aux inflorescences tronquées. Cette virescence, à l'inverse des cas de réversion de l'état reproductif à l'état végétatif induite par un changement des conditions générales de culture (ex. : Chouard, 1962), serait alors génétiquement fixée chez les espèces à inflorescences tronquées.

L'homogénéisation des renforts supérieurs qui perdent leur caractère végétatif accompagne très souvent la racémisation. Cette « purification » des renforts pourrait être considérée comme un critère annonciateur de la troncature. Si les espèces racémisées n'ont pas obligatoirement leurs extrémités homogènes, les espèces à renfort « purifiés » sont toujours racémisées. Les exceptions à cette règle sont rares *(Liatris spicata, Jacobinia carnea)*. L'ordre serait donc : racémisation, puis homogénéisation, puis troncature.

C. — *Les effets de la troncature : ambiguïté de cette notion.*

On distingue nettement deux effets possibles, très différents par leur aspect (Sell, 1968 *d*) :

— l'un *purement floral* avec production indéfinie de fleurs ou d'inflorescences latérales, qui conduit à l'aspect spiciforme du type *Justicia flava* (voir p. 258), aspect que l'on retrouve par exemple dans la grappe indéfinie de très nombreux capitules de *Ligularia wilsoniana*, alors que cette grappe est coiffée par un capitule terminal à floraison précoce chez *Ligularia sibirica* (Maresquelle, 1961); cet aspect s'observe encore chez certaines *Campanulacées* et *Boraginacées* qui seront analysées par ailleurs;

— l'autre *indéfiniment végétatif* par prolifération au-delà des fleurs et inflorescences latérales, qui mène à l'aspect monopodial du type *Justicia debilis* (voir p. 260), aspect qu'affectent de nombreuses *Papilionacées* (ex. : *Vicia*) et les *Véroniques pleurobotryques* (ex. : *V. chamaedrys*). On peut, dans ce cas, parler d'*inflorescences prolifères*.

Dans le premier cas, l'apex s'affaiblit, tandis que dans le second, nettement plus fréquent, il fait preuve d'une très grande vitalité.

Ainsi apparaît *l'ambiguïté de la notion de « troncature »*. Ce dernier terme évoque en effet l'idée de privation, d'amoindrissement, alors que bien au contraire, on constate que ce phénomène est l'expression d'une vitalité accrue, puisque le refus de l'apex de passer de l'état végétatif à l'état reproductif rend possible la production d'éléments floraux latéraux.

D. — *Problèmes typologiques soulevés par la troncature et les phénomènes d'homogénéisation et de racémisation qui la précèdent.*

Si on reprend les caractéristiques de la floraison principale (p. 281), on est amené à discuter plus en détail la nature de cette floraison dans les cas particuliers des inflorescences à extrémités homogènes et racémisées, qu'elles soient tronquées ou non. Quelle est par exemple l'inflorescence principale de *Justicia furcata* ou de *Jacobinia carnea* ? Morphologiquement et phylogéniquement, on a vu qu'elle correspond à l'épi terminal. Physiologiquement, cependant, cet épi s'intègre dans un ensemble homogène d'inflorescences de renfort, avec lesquelles il constitue un dibotryoïde défini bien individualisé. Et c'est ce dibotryoïde qui se *répète* fidèlement sur les renforts hétérogènes de la région inférieure de l'axe principal; c'est lui seul qui apparaît dans les conditions de croissance les plus défavorables et qui constitue donc la *floraison minimale*; c'est encore lui tout entier qui participe à l'*action inhibitrice* exercée par le sommet, car l'ablation de l'épi terminal seul n'entraîne aucune réaction de développement au niveau

des formations latérales, alors que celle du dibotryoïde donne lieu à la croissance accélérée d'une partie au moins des axillaires.

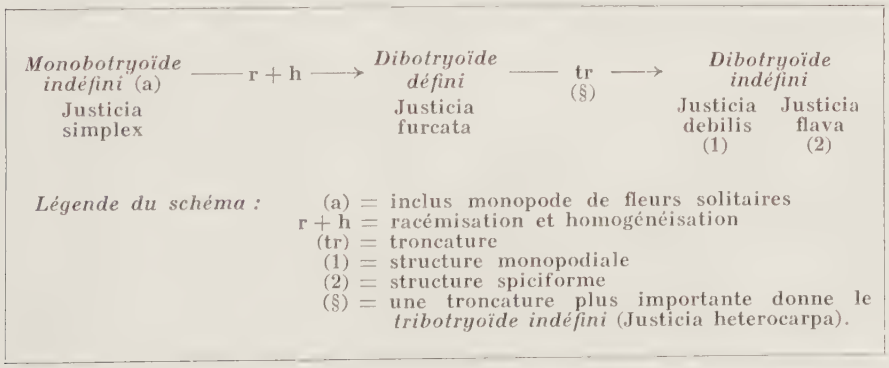
On retrouve donc là *toutes les caractéristiques de la floraison principale*, de sorte qu'une inflorescence aussi individualisée que le dibotryoïde défini se substitue physiologiquement à l'épi terminal pour assumer le rôle d'une inflorescence principale, rôle qui apparaît pleinement quand la troncature intervient pour donner le dibotryoïde indéfini.

On entrevoit les problèmes de typologie, auxquels il convient de ne pas attacher une trop grande importance, si l'on envisage les inflorescences autrement que sous un aspect purement morphologique. Le dibotryoïde terminal devient une « pseudoflorescence » séparée par une disjonction morphologique de la base végétative dont les renforts sont coiffés par des « pseudoflorescences de renfort ». Ces « pseudoflorescences » sont constituées d'inflorescences de renfort « spécialisées », correspondant en quelque sorte à des « inflorescences partielles », surmontées ou non par un monobotryoïde terminal.

La floraison principale, qui est en elle-même une notion plus physiologique que morphologique, est donc, chez les *Acanthacées*, un mono-, di- ou tribotryoïde. Quand s'instaurent la racémisation et l'homogénéisation qui individualisent une inflorescence terminale définie et composée, il convient d'attribuer à cette dernière les fonctions de l'inflorescence apicale. Ainsi l'épi simple terminal de *Justicia simplex* est physiologiquement remplacé par la grappe double définie de *Justicia furcata* ou la grappe double indéfinie de *Justicia flava* et *Justicia debilis*.

E. — La filiation des inflorescences.

En conclusion de tout ce qui précède et en s'appuyant sur l'ensemble des *Acanthacées*, on peut donner le schéma suivant :



Ce schéma ne rend compte que d'une partie des types inflorescentiels rencontrés chez les plantes à fleurs. Des analyses inédites sur

les *Légumineuses* le confirment. D'autres observations menées plus particulièrement parmi les *Boraginacées*, les *Campanulacées*, les *Composées*, les *Solanacées*, etc., illustrent par ailleurs l'origine du *monobotryoïde indéfini*. Elles contribueront à la généralisation des notions de racémisation, d'homogénéisation et de troncature et compléteront le schéma ci-dessus.

II. — A PROPOS DES ACANTHACÉES EN PARTICULIER

L'analyse des structures inflorescentielles chez les Acanthacées nous conduit à discuter dans quelle mesure celle-ci peut contribuer à une meilleure connaissance de l'histoire de la famille considérée ici. Ces observations ont révélé certaines tendances évolutives. Or, la phylogenèse conduit à la taxinomie qui, chez les Acanthacées, souffre encore de nombreuses imperfections pour en être restée, dans son ensemble, aux classifications de Lindau (1895) et de C. B. Clarke (1899), malgré les quelques aménagements dont certains genres ou groupes de genres ont été l'objet (Bremekamp, Heine...). Les considérations suivantes s'attacheront surtout à faire ressortir :

- la valeur taxinomique et phylogénique de certaines structures inflorescentielles;
- l'évolution des types biologiques vue par les inflorescences.

A. — Valeur taxinomique et phylogénique de la troncature et de la floraison condensée.

On notera d'abord que les phénomènes de l'*anisocladie* et de l'*anisophyllie* sont très largement répandus dans les genres les plus divers d'Acanthacées. Bien qu'ils conditionnent des caractères dérivés, leur valeur taxinomique ne peut être que secondaire et leur utilité n'apparaître qu'en microsystématique (Sell, 1968 *b*). Par contre, la *troncature* et la *floraison condensée* sont beaucoup moins générales et de ce fait plus intéressantes. Un fait important est encore à relever : l'inflorescence fondamentale des groupes taxinomiques, dans lesquels se montre la tendance à la troncature, est presque toujours un *épi unilatéral pauciflore* déterminé par l'anisocladie.

1° *Les inflorescences tronquées.*

On a vu que la troncature correspond à la disparition de quelque chose qui existe par ailleurs, donc à un résultat, partant à un phénomène dérivé. Son existence dans des taxons considérés comme évolués

au sein de groupes systématiques bien définis apporte une preuve supplémentaire en faveur de son caractère de spécialisation.

On évoquera simplement le cas du genre *Veronica* (Sell, 1964...), pour lequel tous les auteurs s'accordent à reconnaître que les Véroniques pleurobotryques, c'est-à-dire à grappe double prolifère (ex. : *V. chamædrys*) sont plus évoluées que les Véroniques acrobotryques pourvues d'une grappe terminale (ex. : *V. longifolia, V. fruticosa*). On peut encore citer deux autres exemples qui feront l'objet d'une publication ultérieure : celui des *Campanulacées* dans lesquelles les genres *Jasione* et *Lobelia* n'ont pas de fleurs terminales et possèdent des caractères nettement dérivés de ceux des nombreuses autres Campanulacées à fleur terminale et celui des *Papilionoïdées* qui présentent des inflorescences tronquées (*Vicia, Melilotus...*) à l'inverse des *Césalpinioïdées*, dont on admet unanimement l'antériorité par rapport aux précédentes.

Pour ce qui est des *Acanthacées*, tous les auteurs admettent que les *Justicia, Jacobinia, Dicliptera, Hypoestes, Rhinacanthus, Peristrophe* et *Beloperone* sont, avec quelques autres genres, les plus spécialisés de la famille. Or, on a vu que la troncature touche justement les genres qui viennent d'être cités, alors qu'elle n'a pu être décrite parmi les *Ruelliées, Asystasiées, Trichanthérées* et autres tribus moins perfectionnées. La troncature est donc un critère à la fois phylogénique et taxinomique.

Sa présence parmi les *Justicia* pourrait être utile dans une révision de ce genre, qui s'avère indispensable. Les classifications établies par Lindau et C. B. Clarke se basent essentiellement sur la répartition des fleurs : fleurs axillaires solitaires jamais en inflorescences (*Adhatoda, Calophanoides*), fleurs en épi lâche (*Tyloglossa, Amphioscopa, Gendarussa*), fleurs en épi serré (*Rostellularia, Betonica*), fleurs en panicule abondamment ramifié (*Leptostachya, Rhaphidospora*) ; tous ces types de répartition florale se retrouvent dans le sous-genre *Dianthera*. L'abondante synonymie qui crée une grande confusion, et que nous avons évitée en considérant le genre *Justicia* au sens le plus large, témoigne cependant de l'insuffisance de ces classifications, qui gagneraient certainement à s'appuyer sur la *nature de l'inflorescence principale*. On obtiendrait alors une section qui grouperait les espèces à monobotryoïde indéfini (nombreux *Tyloglossa, Rostellularia, Monechma*) et dans laquelle les espèces à fleurs éparses ou à monopole floral (*Gendarussa*) prendraient une position quelque peu spéciale; une section qui rassemblerait les espèces à dibotryoïde défini (certains *Monechma*, les *Dianthera* et *Leptostachya*) et enfin une section qui comprendrait les espèces à dibotryoïde indéfini (*Adhatoda* et une partie des *Monechma*), à laquelle se rattacheraient les espèces à tribotryoïde indéfini (certains *Rostellularia*).

On aboutirait ainsi à une classification plus naturelle, dont les subdivisions pourraient alors tenir compte des caractères autres que ceux des inflorescences (ornementation du pollen, bractées...).

2° **Les inflorescences condensées :**

Il est préférable de ne pas utiliser, à propos des Acanthacées, le terme de « strobile », qui définit une disposition en spirale.

Un premier aspect de floraison condensée est donné par le *dibotryoïde*, correspondant à un groupement compact d'inflorescences à l'extrémité des rameaux qui prennent alors un caractère nettement floral. Cet aspect a été observé à propos des inflorescences tronquées, mais aussi sur les *Pseuderanthemum*. La racemisation et l'homogénéisation qui précèdent en général la disparition de l'inflorescence terminale apparaissent nettement chez *Ps. palatiferum* (fig. 4 *b*), mais la troncature n'a pas pu être décrite dans le genre. Certaines observations concernant la réduction du thyrse terminal (fig. 46) pourraient indiquer la tendance à la prolifération de l'apex. Quoi qu'il en soit, la structure de *Ps. palatiferum* est une structure dérivée du type fondamental illustré par *Ps. reticulatum* et du type paniculoïde donné par *Ps. atropurpureum*.

Le second aspect de floraison condensée est d'un type rencontré plus couramment au sein des Angiospermes : il s'agit des inflorescences glomériuliformes et capituliformes. Au même titre que ces inflorescences sont reconnues comme dérivées pour les *Composées*, les *Dipsacées*, les *Eriocaulacées*, etc. et parmi les *Campanulacées* (*Jasione*, *Phyteuma*...), les *Rubiacées* (*Cephaëlis*), les *Valerianacées* (*Stangea*), les *Labiées* (*Monarda*), etc., elles sont à considérer comme évoluées au sein des *Acanthacées*.

On a d'ailleurs relevé la coïncidence frappante entre la présence de telles inflorescences et les conditions xérophiles auxquelles sont soumises les espèces considérées (espèces des genres *Barleria*, *Blepharis*, *Crabbea*). Les Acanthacées, essentiellement tropicales, présenteraient ainsi des types xérophiles dérivés d'un ensemble avant tout mésophile. L'exemple des *Lepidagathis* plaide également en faveur de cette hypothèse. En effet, *L. anobrya* (fig. 12) ne montre pas seulement des inflorescences en glomérule, mais encore des rameaux à croissance indéfinie dans un genre où les inflorescences occupent le plus souvent une position terminale.

On ne peut à vrai dire pas parler d'inflorescence tronquée dans ce cas, mais relever simplement l'analogie de structure, conditionnée ici par une adaptation xérophile spéciale.

On relève enfin que la dissémination de ces espèces (espèces des genres *Barleria*, *Blepharis* et *Crabbea*) est assurée par le fruit tout entier (synaptospermie). Ce mode est en général particulier aux espèces des zones arides; les bractées fortement scarieuses et spinescentes protègent efficacement les capsules. Leur mouillage provoque leur mouvement qui dégage les capsules. Celles-ci, le plus souvent hygrochasiques (SELL, 1962, 1965, 1966), explosent alors en éjectant leurs graines. Ces dernières exsudent parfois un mucilage qui les fixe

au sol (myxospermie). Elles passent l'été dans cet état et germent avec les pluies de la saison humide suivante.

Cet ensemble de caractères particuliers amène *à considérer comme dérivées ces espèces xérophiles à inflorescences condensées.*

On peut évoquer ici le cas des *espèces hygrophiles,* dont la tribu des *Hygrophilées* renferme les principaux genres (*Hygrophila, Nomaphila, Synnema*). La corolle nettement bilabiée des fleurs de ces plantes représente un progrès par rapport à la corolle beaucoup moins zygomorphe des *Ruelliées,* près desquelles elles se situent taxinomiquement. L'hygrophilie apparaît ainsi comme une tendance évolutive, en fait très limitée, à partir d'espèces mésophiles.

B. — *L'évolution des types biologiques vue par les inflorescences.*

1° *Le problème de l'arborescence.*

Les Acanthacées ne sont guère favorables à une discussion approfondie de ce problème. Les seuls arbres connus se rattachent aux genres *Trichanthera* (2 espèces) et *Bravaisia* (5 espèces). Encore *Trichanthera gigantea* Brésil; 10 m de hauteur) et *Bravaisia integerrima* (Amérique centrale et du Sud; 18 m de hauteur) appartiennent-ils, dans les régions tropicales, aux arbres dont la taille est parmi les plus faibles. Leurs inflorescences ne présentent aucun caractère particulier : panicule composé de très nombreuses fleurs chez *Bravaisia,* inflorescences cymeuses terminales et axillaires chez *Trichanthera.* Les fleurs ont une organisation primitive par rapport à l'ensemble des Acanthacées : actinomorphie dans une famille nettement encline à la zygomorphie; 4 étamines, alors que la tendance générale de la famille est à la réduction à 2 étamines.

Le genre *Thomandersia* comprend également quelques petits arbres, notamment *Th. hensii* qui peut atteindre 15 mètres de hauteur. Les inflorescences sont des épis simples placés à l'extrémité et sur les côtés des rameaux. Cette structure est donc tout à fait classique. La position systématique de ce genre est fort discutée (voir par exemple Bremekamp, 1942 et Heine, 1966); quelle qu'elle soit, elle sera toujours un peu particulière. D'autre part, l'ensemble des caractères plaident pour une organisation peu évoluée.

L'arbre, si faiblement représenté, semble donc bien primitif chez les Acanthacées.

Ceci rejoindrait la théorie généralement soutenue de la primauté des formes arborescentes, d'où dériveraient, par l'intermédiaire des arbrisseaux et des buissons, les formes herbacées. Ces notions, devenues classiques, ont surtout été dégagées d'études morphologiques (appareil floral ; données paléontologiques ; théorie du Durian de Corner, 1949).

Les *Tubiflores,* auxquelles appartiennent les Acanthacées, comprennent des exemples favorables à cette théorie, exemples dans lesquels certains ligneux, très souvent arborescents, tropicaux ou sub-

tropicaux, à organisation relativement primitive ont, au sein d'une famille, donné lieu à une diversification en un nombre plus ou moins important de types herbacés, plus tempérés, témoignant d'une adaptation et d'une spécialisation plus poussées.

Parmi les *Boraginacées,* les genres *Cordia, Ehretia,* constitués d'arbres tropicaux, conduisent, par l'intermédiaire des genres *Heliotropium* et *Tournefortia,* aux herbacées bisannuelles et annuelles.

Chez les *Bignoniacées,* les genres *Tecoma, Parmentiera, Kigelia* mènent aux herbacées vivaces et annuelles *(Incarvillea).*

Les *Verbénacées* comprennent des formes arborescentes tropicales *(Tectona, Vitex),* mais aussi de nombreuses herbacées tempérées vivaces.

La tribu des *Cestreæ* semblerait constituer le point de départ des *Solanacées.*

D'autres Tubiflores renferment encore des genres essentiellement ligneux : *Scrophulariacées (Paulownia, Halleria), Convolvulacées (Legendrea, Hildebrandia, Humbertia), Polémoniacées (Cantua).*

En dehors des Tubiflores, le passage de l'arbre tropical à l'herbacée des régions plus tempérées peut être envisagé des *Guttifères* aux *Hypéricacées,* des *Chrysobalanoïdées* aux *Rosoïdées,* des *Moracées* aux *Urticacées,* des *Bombacacées* aux *Malvacées,* des *Bambusacées* aux *Graminées,* etc.

2° ***Les formes herbacées dérivées.***

Les inflorescences tronquées apparaissent surtout sur des herbacées qui sont souvent annuelles *(Justicia tenella, J. debilis, J. heterocarpa, Dicliptera resupinata...).* Les espèces lianescentes du genre *Thunbergia* ne connaissent pas la troncature, tandis que les espèces herbacées volubiles ont des inflorescences prolifères du type *Justicia debilis.* Les plantes herbacées dériveraient, dans ce dernier cas, de plantes ligneuses.

L'exemple de certains *Jacobinia* semble pourtant favorable à la théorie inverse. *J. suberecta* est une herbacée, dont les rameaux sont terminés par un épi simple, tandis que *J. pauciflora* est un buisson, dont l'extrémité des rameaux indéfinis est pourvue d'épis unilatéraux pauciflores, constituant une inflorescence tronquée. De nombreuses autres espèces buissonnantes possèdent de telles inflorescences (*Hypoestes viguieri, Gendarussa capensis,* etc...) et font partie de genres où la troncature n'intervient pas sur des espèces de même type biologique (*Hypoestes serpens, H. uniflora,* nombreux *Gendarussa*). Ce sont là des exemples qui, par leurs inflorescences tronquées, sont évidemment évolués, mais ces espèces appartiennent à des genres essentiellement composés de plantes buissonnantes.

Aussi la présence d'espèces herbacées à épi terminal ne permet pas de conclure que certains buissons dérivent de plantes herbacées. Ce sont là vraisemblablement des cas d'évolutions parallèles au sein d'un même groupe.

3° *Le problème de la floraison dispersée.*

Les épis unilatéraux pauciflores de *Jacobinia pauciflora* et d'*Hypoestes viguieri* fleurissent certes d'une manière centripète dans la portion apicale des rameaux, mais ils ne déterminent pas une région florale bien caractérisée. Situés à l'aisselle de feuilles normales, ils couvrent, par leur floraison, l'ensemble du buisson, sans qu'aucun ordre ne s'établisse entre les différents rameaux. Ces deux espèces, dont les inflorescences sont tronquées et qui, par ce fait, sont des espèces dérivées, révèlent une nette tendance à la dispersion florale. Aussi la floraison dispersée doit-elle être considérée, dans ce cas précis, comme secondaire.

Ceci rappelle l'exemple de *Veronica hederaefolia*, espèce herbacée annuelle, dont les caractères, comparés à ceux du genre *Veronica* tout entier, témoignent d'une spécialisation évidente. Or, l'inflorescence de *Veronica hederaefolia* correspond à un « monopode florifère », autrement dit à un ensemble de fleurs solitaires axillées par des feuilles normales et espacées. Comparée aux grappes et épis de nombreuses autres Véroniques, cette disposition a le caractère d'une dispersion.

Rappelons enfin le cas du dibotryoïde indéfini à structure monopodiale du type *Justicia debilis*, pour mettre l'accent sur le fait que la floraison dispersée peut apparaître sur des espèces à caractères évolués.

Si l'on replace les quelques exemples ci-dessus dans l'examen de l'ensemble du genre auquel ils appartiennent, on est tenté de parler d'une « redispersion florale » conditionnée, dans ces cas précis, pas l'allongement de l'axe et la prolifération de l'apex.

Cette argumentation convient cependant difficilement à la floraison dispersée de *Pseuderanthemum tuberculatum*. La raison essentielle est qu'aucune inflorescence tronquée n'a pu être observée dans ce genre et que cette structure est plus proche du type fondamental représenté par *Ps. reticulatum* que du type dérivé à dibotryoïde défini observé sur *Ps. palatiferum*. Quoi qu'il en soit, *Ps. tuberculatum* prend, avec les quelques autres espèces à floraison éparse, une position nettement à part dans le genre *Pseuderanthemum*; aucun argument ne vient plaider en faveur d'une spécialisation quelconque.

La floraison dispersée est fréquente dans le genre *Ruellia*. On a vu (p. 232) que les fleurs de *R. hybrida* sont distribuées d'une manière tout à fait quelconque à l'aisselle des feuilles ordinaires. Considéré dans son sens le plus large, ce genre réunit des groupes assez dissemblables. Bremekamp (1962 et 1964) abandonne la conception devenue classique depuis T. Anderson, pour essayer de donner au genre une définition plus naturelle en procédant à son découpage. La disposition des fleurs, l'ornementation des grains de pollen, la taille des bractées, la forme des capsules et la présence ou l'absence de poils mucilagineux à la surface des graines l'amènent à reconnaître, près du genre *Ruellia*, les trois genres suivants :

— *Dipteracanthus* à fleurs ou cymes axillées par des feuilles ordinaires, à bractées plus longues que le calice, à capsules pédicellées, à graines non couvertes de poils mucilagineux et à grains de pollen présentant des pores épars;

— *Pararuellia* à fleurs disposées en épis terminaux, à bractées moins longues que le calice, à capsules cylindriques non pédicellées, à graines couvertes de poils mucilagineux et à grains de pollen pourvus de trois pores équatoriaux;

— *Brunoniella* différant du genre précédent par les fleurs ou cymes axillées par des feuilles ordinaires et par des grains de pollen à pores épars et se distinguant du genre *Dipteracanthus* par la taille des bractées (plus courtes que le calice), la forme de la capsule (cylindrique, non pédicellée) et la présence de poils mucilagineux à la surface des graines.

La séparation de ces genres, pour laquelle la disposition des fleurs revêt une grande importance, demeure cependant délicate. Elle n'est vraiment nette que dans les cas extrêmes, ceux à fleurs ou cymes axillaires solitaires du type *R. hybrida* et ceux à fleurs en grappe, épi ou thyrse du type *R. lorentziana*. On peut donc retenir le groupe *Dipteracanthus* (au sens de Bremekamp) et le groupe *Ruellia* (qui réunirait des espèces essentiellement représentées en Amérique du Sud, dont *R. lorentziana*). Entre ces deux types existent, comme on l'a vu, tous les intermédiaires. La disposition des fleurs placerait les *Pararuellia* près des *Ruellia* et les *Brunoniella* près des *Dipteracanthus*.

Quel est, du type à floraison dispersée et du type à fleurs réunies en racème, celui qui est le moins évolué ? Heine et A. Raynal (1968) décrivent un petit groupe malgache constituant le nouveau genre *Benoicanthus*, dont les deux espèces, hautement endémiques, sont remarquables par certains caractères primitifs (actinomorphie florale aussi complète que possible dans le cadre de la famille, capsules à nombreuses graines) qui les singularisent au sein des *Ruelliées*. *Benoicanthus gruicollis* (= *Ruellia gruicollis*) est un arbuste de 1 à 2 mètres et *B. tachiadenus* un sous-arbrisseau. Les fleurs ou les cymes ont une répartition du type *Dipteracanthus*, groupe auquel ces deux espèces sont affines. On peut donc retenir les deux faits suivants : la floraison dispersée est primitive au sein des *Ruelliées*; la forme ligneuse l'est également et conduirait aux formes suffrutescentes et herbacées.

En résumé, l'examen de quelques Acanthacées permet de reconnaître dans cette famille certaines structures qui sont indiscutablement des *structures dérivées*. Il en est ainsi des *inflorescences condensées* (dibotryoïdes, glomérules et capitules) dont la présence chez les espèces xérophiles (dans les genres *Barleria*, *Blepharis*, *Crabbea*, *Lepidagathis*) est à relever plus particulièrement, des *inflorescences unilatérales* conditionnées par l'anisocladie et pour lesquelles les épis uni-

flores *(Hypoestes...)* représentent le terme extrême et des *inflorescences tronquées* qui autorisent la mise en place d'un nombre indéfini de fleurs ou d'inflorescences latérales.

La *floraison dispersée* est certainement primitive chez les *Ruelliées*. Dans d'autres cas, où elle apparaît sous la forme d'un monopode d'inflorescences dérivées (épis unilatéraux pauciflores disposées à l'aisselle de feuilles ordinaires : *Jacobinia pauciflora, Hypoestes viguieri...*), elle semble par contre être le résultat d'une spécialisation.

Cette étude a, d'autre part, soulevé le problème de l'évolution des formes biologiques chez les Acanthacées. La forme arborescente peut y être reconnue comme primitive et la forme herbacée comme évoluée. Parmi les formes arbustives, buissonnantes et suffrutescentes, qui constituent l'essentiel des formes biologiques des Acanthacées, on est amené à envisager des évolutions parallèles.

(Institut de Botanique, 8, rue Goethe, 67-Strasbourg.)

Remerciements. — Je suis heureux de saisir l'occasion pour exprimer ma profonde gratitude à M. le Doyen Maresquelle qui, depuis le début, a subtilement orienté mes recherches, me faisant patiemment bénéficier de son incomparable expérience, m'accordant inlassablement ses directives, ses critiques et ses suggestions. Je dois à M. le Doyen Maresquelle, à sa sollicitude, à son exemple, un bien d'une valeur inestimable : l'enthousiasme dans l'enseignement et dans la recherche.

M. le Professeur Emberger, Correspondant de l'Académie des Sciences, a bien voulu de longue date s'intéresser à mes travaux et me faire profiter de nombreux conseils; qu'il veuille bien trouver ici l'assurance de ma respectueuse reconnaissance.

Je remercie vivement M. le Professeur Gounot de m'avoir fourni l'occasion de nombreux échanges d'idées qui m'ont été particulièrement précieux. M. le Professeur Ourisson, de son côté, a bien voulu examiner ce mémoire; je garde un agréable souvenir de la cordiale collaboration dont il m'a ainsi fait bénéficier.

J'adresse mes vifs remerciements à la Direction générale du Centre National de la Recherche Scientifique et à celle de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, pour la possibilité qu'elles m'ont donnée d'effectuer, dans des conditions matérielles favorables, une mission de plusieurs semaines en Afrique tropicale.

Il me tient à cœur d'exprimer le plaisir que j'ai eu à connaître à cette occasion mon collègue et maintenant ami Francis Halle qui, au-delà de son précieux concours sur place, n'a cessé de m'adresser d'intéressants matériels et documents.

Je ne voudrais finalement pas manquer d'évoquer l'ambiance cordiale dans laquelle j'ai pu évoluer au milieu de tous mes collègues et collaborateurs et mener ce travail à bonne fin.

LISTE DES ESPÈCES CITÉES

(seule la synonymie la plus courante est indiquée).

Adhatoda vasica Nees (= *Justicia adhatoda* L.)
Anisostachya tenella Nees (= *Justicia tenella* (Nees) T. Anders.)
Asteracantha longifolia Nees (= *Hygrophila spinosa* T. Anders.)
Asystasia bella (Harv.) Benth. et Hook. (= *Mackaya bella* Harv.)
Asystasia gangetica (L.) T. Anders.
Barleria acanthoïdes Vahl
Barleria alata S. Moore
Barleria albostellata C. B. Cl.
Barleria brownii S. Moore
Barleria cristata L.
Barleria gossweileri S. Moore
Barleria lupulina Lindl.
Barleria noctiflora L.
Barleria prionitis L.
Barleria ventricosa (Nees) Hochst.
Beloperone guttata Brandeg.
Beloperone oblongata Nees.
Benoicanthus gruicollis (R. Benoist) Heine et A. Raynal (= *Ruellia gruicollis* R. Benoist)
Benoicanthus tachiadenus Heine et A. Raynal
Blepharis edulis (Forsk.) Pers.
Blepharis linariaefolia Pers.
Blepharis saturejaefolia Pers.
Bravaisia integerrima Standley
Crabbea hirsuta Harv.
Crabbea velutina S. Moore (= *Cr. reticulata* C.B. Cl.)
Crossandra flava Hook.
Crossandra guineensis Nees
Crossandra nilotica Oliv.
Crossandra pungens Lind.
Dicliptera maculata Nees
Dicliptera resupinata (Vahl) Juss.
Gendarussa capensis (Steud.) Nees (= *Adhatoda capensis* Nees)
Hemigraphis colorata (Blume) Hall. f.
Hemigraphis repanda (L.) Hall. f.
Hypoestes acuminata Baker
Hypoestes adoënsis Hochst.
Hypoestes annua (Steud.) Hochst. et Steud.
Hypoestes forskalii R. Br.
Hypoestes glandulosa Hochst.
Hypoestes malaccensis Wight
Hypoestes paniculata (Forsk.) Schweinf.
Hypoestes phyllostachya Baker
Hypoestes taeniata R. Benoist
Hypoestes serpens R. Br.
Hypoestes uniflora Hochst.
Hypoestes viguieri R. Benoist
Jacobinia carnea (Lindl.) Nichols.
Jacobinia pauciflora (Nees) Lind.
Jacobinia suberecta André
Justicia betonica L.

Justicia betonicoïdes C.B. Cl.
Justicia ciliata Jacq.
Justici ciliata Jacq. (= *Monechma ciliatum* (Jacq.) Milne-Redh.)
Justicia comata (L.) Lam.
Justicia cordata T. Anders. (= *Gendarussa cordata* (Nees) Hochst.)
Justicia cuneata Vahl (= *Gendarussa cuneata* (Steud.) Nees)
Justicia debilis (Forsk.) Vahl
Justicia flava (Forsk.) Vahl
Justicia furcata Jacq.
Justicia gendarussa L. (= *Gendarussa vulgaris* Nees)
Justicia haplostachya Nees
Justicia heterocarpa T. Anders.
Justicia hyssopifolia L. (= *Gendarussa hyssopifolia* Webb. et Berth.)
Justicia intercepta E. Mey.
Justicia lithospermifolia (Nees) Jacq.
Justicia major T. Anders. (= *Tyloglossa major* Hochst.)
Justicia neglecta T. Anders.
Justicia ovata E. Mey.
Justicia palustris T. Anders (= *Tyloglossa palustris* Hochst.)
Justicia pectoralis Jacq. (= *Leptostachya pectoralis* Nees et Mart.)
Justicia pedunculosa Michx.
Justicia procumbens L. (= *Rostellularia mollissima* Nees)
Justicia prostrata (Nees) Schlecht. (= *Gendarussa prostrata* Steud.)
Justicia pseudorungia Lind.
Justicia rostrata Bertol.
Justicia schimperiana T. Anders. (= *Tyloglossa rostrata* (Nees) Hochst.)
Justicia simplex D. Don (= *Rostellularia abyssinica* (Nees) Brongn.)
Justicia tenella (Nees) T. Anders. (= *Anisostachya tenella* Nees)
Lankesteria elegans (P. Beauv.) T. Anders.
Lepidagathis alopecuroïdes (Vahl) R. Br. ex Griseb.
Lepidagathis anobrya Nees
Lepidagathis calycina (DC) Hochst.
Lepidagathis epacridea Heine
Lepidagathis lutea Dalz.
Lepidagathis radicalis (Nees) Hochst.
Lepidagathis scariosa Nees
Leptostachya martiana Nees
Monechma ndellense (Lind.) Miège et Heine
Odontonema callystachyum (Cham. et Schlecht.) O. Kuntze
Peristrophe bicalyculata Nees
Peristrophe salicifolia (Blume) Miq.
Peristrophe speciosa (Roxb.) Nees
Petalidium crispum A. Meeuse
Petalidium variabile (Engl.) C.B. Cl. var. spectabile Hildbr.
Phaulopsis imbricata (Forsk.) Sweet
Pseuderanthemum acuminatissimum (Miq) R. Benoist
Pseuderanthemum atropurpureum L.H. Bailey
Pseuderanthemum axillare Leonard
Pseuderanthemum bicolor Schrank
Pseuderanthemum bolivianum (Rusby) Britton
Pseuderanthemum ctenospermum Leonard
Pseuderanthemum chilianthium Leonard
Pseuderanthemum chocoënse Leonard
Pseuderanthemum cinnabarinum Wall.
Pseuderanthemum cladodes Leonard
Pseuderanthemum crenulatum Lindl.
Pseuderanthemum cuatrecasasii Leonard

Pseuderanthemum haughtii Leonard
Pseuderanthemum incisum R. Benoist
Pseuderanthemum indicum A. M. et J. M. Cowan
Pseuderanthemum laxiflorum (L. H. Bailey) Hubbard
Pseuderanthemum leptanthus Lind.
Pseuderanthemum palatiferum Nees
Pseuderanthemum parishii Lind.
Pseuderanthemum reticulatum (Bull.) Radlk.
Pseuderanthemum seticalyx Stapf.
Pseuderanthemum sinuatum (Vahl) Radlk.
Pseuderanthemum subviscosum (C.B. Cl.) Stapf.
Pseuderanthemum tuberculatum (Hook.) Radlk.
Pseuderanthemum tunicatum (Afzel.) Milne-Redh.
Pseuderanthemum variabile R. Br.
Rhinacanthus communis Nees
Rhinacanthus virens (Nees) Milne-Redh. var. *obtusifolius* Heine
Rhinacanthus virens (Nees) Milne-Redh. var. *virens* Heine
Ruellia albicaulis (Spreng.) Bert.
Ruellia blumei Steud.
Ruellia ciliosa Pursh.
Ruellia devosiana Morr.
Ruellia diffusa Griseb.
Ruellia diversifolia S. Moore var. *hirsutula* P. G. Meyer
Ruellia elliptica Rusby
Ruellia geminiflora H.B.K.
Ruellia graecizans Backer (= *R. amœna* Nees)
Ruellia hybrida Pursh.
Ruellia japurensis Mart.
Ruellia lorentziana Griseb.
Ruellia macrantha Mart.
Ruellia multiflora Lind.
Ruellia nudispica C.B. Cl.
Ruellia ochroleuca (Nees) Mart.
Ruellia rosea Hemsl.
Ruellia sessilifolia Lind.
Ruellia solitaria Vell.
Ruellia strepens L.
Ruellia tetragona Thunb.
Ruellia thyrsacanthoïdes Nees
Ruellia tuberosa L.
Ruellia tweediana Griseb.
Ruellia uniflora (Nees) Boj.
Strobilanthes imbricata Nees
Strobilanthes isophylla (Nees) T. Anders. (= *Goldfussia isophylla* Nees)
Thomandersia hensii De Wild et Th. Dur.
Thunbergia chrysops Hook.
Thunbergia erecta (Benth.) T. Anders.
Thunbergia laurifolia Lindl.
Thunbergia togoensis Lind.
Thunbergia vogeliana Benth.
Trichanthera gigantea H.B.K.

ESPÈCES CITÉES N'APPARTENANT PAS AUX ACANTHACÉES

Berberis vulgaris L.
Campanula rapunculoïdes L.
Capsella bursa-pastoris Medic.
Erythraea centaurium Pers.
Liatris spicata Willd.
Ligularia sibirica Cass.
Ligularia wilsoniana Greenm.
Raphanus raphanistrum L.
Sinapis arvensis L.
Trifolium incarnatum L.
Verbascum thapsiforme Schrad.
Veronica chamaedrys L.
Veronica fruticosa (Steud.) Wulf.
Veronica hederaefolia L.
Veronica longifolia L.

BIBLIOGRAPHIE

Bolle (F.), 1940. — Theorie der Blütenstände. *Verh. Bot. Verein Prov. Brandenburg*, **80**, p. 53-81.

Bravais (L.) et Bravais (A.), 1837. — Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2e Sér., **7**, p. 71 et **8**, p. 11.

Braun (A.), 1851. — *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*. Leipzig. — 1874. Ueber Gipfelblüten und Gipfelinfloreszenzen. *Verh. bot. v. Prov. Brandenburg*, **16**, p. 25-26.

Bremekamp (C. E. B.), 1942. — The position of the genus Thomandersia Baill. *Rec. Trav. Bot. Néerlandais*, **V.**, **39**, p. 166. — 1953. The delimitation of the Acanthaceae. *Proceed. Koninkl. Akad. v. Wetensch.*, Sér. C, **56**, p. 553-554. — 1955. The Thunbergia species of the Malasian Area. *Verhandel. der Konikl. Nederl. Akad. v. Wetensch.* — Afd. Naturw., **3**, p. 90. — 1955. A revision of the Malaysian *Nelsonieae* (Scrophulariaceae). *Reinwardtia*, **3**, p. 157-261. — 1957 *a*. New Malisian Strobilanthinae. *Kkl. nederl. Akad. Wetensch. Proc.*, Sér. C, **60** (1), p. 9. — 1957 *b*. Some new Acanthaceae and Rubiaceae from Laos (Indochina). *Kkl. Nederl. Akad. Wetensch. Proc.*, Sér. C, **60** (1), p. 1. — 1960. New Bornean Acanthaceae. *Blumea*, **10** (1), p. 151. — 1962. Remarks on the position of some Australian Acanthaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, **11**, p. 195-200. — 1964. On the systematic position of the Australian Nelsonias and Thunbergias and of the Ruellia species which by Domin were referred to Aporuellia Clarke. *Kkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Sér. C, **67** (5), p. 301-306.

Celakowsky (L. J.), 1893. — Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände. *Bot. Jahrb.*, **16**, p. 33-51.

Chouard (P.), 1962. — Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **109**, p. 219-241.

Clarke (C. B.), 1899. — « Acanthaceae », in Thiselton-dyer (W. T.) : *Flora of tropical Africa*, **V**, p. 44-192, (1900, p. 193-262 et 510-515).

Corner (E. J. H.), 1949. — The Durian Theory of the origine of the Modern Tree. *Ann. Bot.*, **13**, p. 367-414 (traduction par N. et F. Halle, 1964 : *Adansonia*, **4**, p. 423-445 et **5**, p. 156-184).

Diomaiuto-Bonnand (J.), 1966. — Morphologie et ontogénie de quelques espèces de Nicotiana. Etude de l'inflorescence. *Revue de Cytol. et de Biol. vég.*, **29** (1-2), p. 1-172.

Eichler (A. W.), 1875. — *Blütendiagramme*, 1, Leipzig.

Goebel (K.), 1931. — Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). 2. *Ergänzungsband zur Organographie*. Leipzig.

Guillard (A.), 1857. — Idée générale de l'inflorescence. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **4**, p. 29-41, 116-124, 374-381, 452-464, 932-939.

Hamann (U.), 1958. — Morphologische und histogenetische Studien an Veronica-Arten : Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. *Bot. Jahrb.*, **78**, p. 69-118.

Hartmann (A.), 1923. — Zur Entwicklung und Biologie der Acanthaceen. *Flora*, **116**, p. 216-258.

Heidenhain (B.), 1952. — Ueber die Blütenstände der Campanulaceen. *Akad. der Wissensch. u. der Literatur-Mainz Math.-Naturwiss.*, p. 621-650.

Heine (H.), 1962. — Tropical African Plants : XXVI. Some West African Acanthaceae. *Kew Bulletin.*, **16**, p. 161-183. — 1966 *a*. Révision du genre Thomandersia (Acanthaceae). *Bull. du Jardin botan. de l'Etat, Bruxelles*, **36** (2), p. 207-248. — 1966 *b*. « Acanthacées », dans *Flore du Gabon*, fasc. **13**.

Heine (H.) et Raynal (A.), 1968. — Benoicanthus Heine et A. Raynal (Acanthaceae). nouveau genre malgache. *Adansonia*, Sér. 2, **8** (2), p. 189-198.

LANCE-NOUGARÈDE (A.), 1964. — Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *Trav. dédiés à L. Plantefol.* Masson et Cie, édit., Paris, p. 171-340.

LINDAU (G.), 1893. — Beiträge zur Systematik der Acanthaceen. *Bot. Jahrb.*, **18**, p. 36-64. — 1895. *Acanthaceae in « Engler-Prantl's Pflanzenfamilien ».* 1. Aufl., IV. Teil, Abt. 3 B, p. 274-353.

MARESQUELLE (H. J.), 1961. — Sur la filiation des inflorescences. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 117-119. — 1964 *a*. Sur la filiation des inflorescences : fleurs de renfort et inflorescences de renfort. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 93-95. — 1964 *b*. Sur la filiation des inflorescences : la notion de racémisation en morphologie végétale. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 96-100. — 1965. Sur la filiation des inflorescences (second apport). *Trav. dédiés à L. Plantefol.* Masson et Cie, édit., Paris, p. 437-446.

MARESQUELLE (H. J.) et SELL (Y.), 1965. — Les problèmes physiologiques de la floraison descendante. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét.*, **11**, p. 94-98.

MEYER (P. G.), 1961. — Beiträge zur Kenntnis der Acanthaceen Südwest-afrikas (III). *Mitteil. der botan. Staatssamml. München*, **4**, p. 59.

NAEGELI (C. V.), 1884. — *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* München et Leipzig.

PARKIN (J.), 1914. — The evolution of the inflorescence. *J. Linn. Soc. Bot.*, **42**, p. 511-563.

PHELOUZAT (R.), 1964 *a*. — Présence d'un anneau initial fonctionnel dans l'apex de quelques inflorescences en grappes. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 160-167. — 1964 *b*. Le système inflorescentiel de Geum urbanum L. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 168-172.

PILGER (R.), 1922. — Ueber Verzweigung und Blütenstandbildung bei den Holzgewächsen. *Bibl. Bot.*, **90**.

RICKETT (H. W.), 1944. — The classification of inflorescences. *Bot. Rev.*, **10**, p. 187-231. — 1955. Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescences. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **82**, p. 419-445.

SCHLITTER (J.), 1945. — Untersuchungen über den Bau der Blütenstände im Bereich des Anthericumtypus. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **55**, p. 200-239.

SCHUEPP (O.), 1942. — Beischreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufs der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **52**, p. 273-316.

SELL (Y.), 1962. — Xérochasie et hygrochasie dans la famille des Acanthacées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **254**, p. 349-351. — 1964. Grappes terminales et grappes latérales. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* p. 54-92. — 1965. Présence d'une zone apicale de pectinisation dans les capsules hygrochasiques de *Ruellia lorentziana* Griseb. (Acanthacées). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **261**, p. 5612-5615. — 1966. Diverses modalités de l'ouverture hygrochasique des capsules d'Acanthacées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **262**, p. 285-287. — 1967 *a*. Inhibition de floraison de nature corrélative chez *Veronica longifolia* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, p. 821-824. — 1967 *b*. — Gradient végétatif et gradient de floraison le long de l'axe primaire de *Ruellia lorentziana* Griseb. (Acanthacées). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, p. 1856-1859. — 1967 *c*. Corrélations végétatives et corrélations de floraison chez *Ruellia lorentziana* Griseb. (Acanthacées). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, p. 2118-2120. — 1967 *d*. Analyse des complexes d'inflorescences : étude des floraisons de renfort du type surnuméraire chez quelques Acanthacées. *92e Congrès Soc. Sav.* (sous presse). — 1968 *a*. Quelques inflorescences d'Acanthacées conditionnées par l'anisocladie et l'anisophyllie. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* 1969, p. 45-56. — 1968 *b*. Diverses manifestations de l'anisocladie et de l'anisophyllie chez quelques Acanthacées. *Ann. Sc. Nat., Bot. et Biol. Vég.*, 12e Sér., **9**, p. 361-394. — 1968 *c*. La notion d'inflorescence tronquée. L'exemple du genre Justicia. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **267**, p. 1361-1364. — 1968 *d*. Les deux effets de la troncature. Généralisation de la notion d'inflorescence tronquée. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **267**, p. 1825-1827.

Stauffer (H. U.), 1963. — Gestaltwandel bei Blütenständen von Dicotyledonen. *Bot. Jahrb.*, **82**, p. 216-251.

Takhtajan (A.), 1959. — *Die Evolution der Angiospermen.* Jena.

Troll (W.), 1928. — *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte.* Berlin. — 1937. *Vergleichende Morphologie höherer Pflanzen.* 1. Band, Berlin. — 1950. Ueber den Infloreszensbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Akad. der Wissensch. u. der Literatur-Mainz. Math.-Naturwiss.*, **15**, p. 375-415. — 1957. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie.* II. Teil : Die blühende Pflanze, Jena. — 1964. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers.* I. Band, Stuttgart. — 1957 → 1968. « Infloreszenzen », in *Jahrb. der Akad. der Wissensch. u. der Literatur.*

Troll (W.) et Heidenhain (B.), 1951. — Beiträge zur Kenntnis racemöser Infloreszenzformen. *Akad. der Wissensch. u. der Literatur-Mainz Math.-Naturwiss.*, p. 139.

Velenovsky (J.), 1910. — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen.* III. Teil, p. 778-841.

Vescovi (P.), 1968. — Recherches morphologiques et ontogéniques sur trois Papilionacées : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. et *Sarothamnus scoparius* Koch. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, **31**, p. 1-150.

Weberling (F.), 1963. — Homologien im Infloreszensbereich und ihr systematischer Wert. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, **76**, p. 102-112. — 1965. Typology of Inflorescences. *J. Linn. Soc.* (Bot.), **59** (378), p. 215-221.

Zimmermann (W.), 1935. — Die Phylogenie der Angiospermen-Blütenstände. BBC, **53** (A), p. 95-121. — 1965. Die Blütenstände, ihr System und ihre Phylogenie. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, **78**, p. 3-12.

MASSON et C^ie^, Editeurs,
120, B^d^ S^t^-Germain, Paris (VI^e^).
Dépôt légal : 1^er^ trim. 1970.
N° 4423.

Imprimé
en France.

SOULISSE et CASSEGRAIN,
Imprimeurs, Niort.
Dépôt légal : 1^er^ trim. 1970.
N° 970.

PRINTED IN FRANCE